BOLETIM DA SOCIEDADE BROTERIANA

FUNDADO EM 1880 PELO DR. JÚLIO HENRIQUES

PUBLICAÇÃO DO INSTITUTO BOTÂNICO DA UNIVERSIDADE DE COIMBRA

VOL. XII — II SÉRIE

REDACTORES:

† DR. L. WITTNICH CARRISSO

Director do Instituto Botânico

DR. A. FERNANDES

Professor de Botânica

1937

Composição e impressão da oficina de
José de Oliveira Júnior — Alcobaça

ÍNDICE

PÁG.

EXELL, MILDRED A. — Leguminosae from Mozambique, collected by Gomes e Sousa 6

FERNANDES, ABÍLIO — Sur l'origine du *Narcissus dubius* Gouan . . 93

—— Les satellites chez les Narcisses. III — La nature du filament . . 139

—— Le problème de *Narcissus tazetta* L. I — Les formes à 22 chromosomes somatiques 159

GONÇALVES DA CUNHA, A. — Sur l'évolution du chondriome . . . 17

NATIVIDADE, J. V. — Recherches cytologiques sur quelques espèces et hybrides du genre *Quercus* 21

RESENDE, FLÁVIO — Kariologische Studien bei den Aloinae II. Das Auftreten von spontanen Mutationen und die Entstehung der Sat-Typen 119

TABORDA DE MORAIS, A. — Notice sur le dépérissement de la *Zostera marina* L. au Portugal 221

—— Qu'est-ce qu'*Avena agraria* Brot. Son individualité et les formes voisines 225

—— Les hybrides naturels d'*Avena sativa* L. 253

—— Brève discussion sur la génétique des Avoines 287

—— Notícia sôbre a vida e a obra do Prof. Gonçalo Sampaio . . . 297

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/boletim-da-sociedade-broteriana_1937_12

CONTRIBUÏÇÕES PARA O CONHECIMENTO DA FLORA DE ÁFRICA

COMPLETAMENTE absorvido pela elaboração do conspecto da flora de Angola, não tem podido o reduzidíssimo pessoal científico que trabalha no Herbário do Instituto Botânico dedicar a necessária atenção às colecções de plantas que têm sido recebidas das colónias africanas, devidas à actividade de colectores benévolos.

Felizmente, essa falta tem sido suprida, pelo menos em parte, pela colaboração graciosa de alguns botânicos, que por esta forma têm honrado o Instituto.

Desta vez essa colaboração foi prestada pela Senhora MILDRED A. EXELL, discípula e colaboradora do ilustre e venerando naturalista do Museu Britânico E. BAKER.

Apresento a S. Ex.ª, com as minhas homenagens, a expressão do mais sincero agradecimento.

L. W. CARRISSO.

LEGUMINOSAE FROM MOZAMBIQUE, COLLECTED BY GOMES E SOUSA

By

MILDRED A. EXELL

Received December 6, 1936

The following specimens of Leguminosae from Mozambique, collected by Sr. Gomes e Sousa, are preserved in the Coimbra Herbarium, where, by kind permission of Dr. Carrisso, I had an opportunity to study them during a recent visit.

Crotalaria L.

C. juncea L., Sp. Pl. II: 714 (1753); Bak. fil. in Journ. Linn. Soc. Bot. XLII: 241 (1914).

Nyassa: Massangulo, Missão Católica, *Gomes e Sousa* 1352; « Nakauaga », cultivated as green manure.

DISTRIB.: Trop. Asia, Australia.

C. lanceolata E. Mey. var. **septentrionalis** Bak. fil. *l. c.*: 344.

Nyassa: Massangulo, *Gomes e Sousa* 1445; xerophyte, flowers yellow, violet-striped.

DISTRIB.: Tanganyika Terr.

C. Monteiroi Taub. ex Bak. fil. *l. c.*: 387.

Nyassa: Lake shore between Metangula and N' Golio, 12° 25' S., 34° 45' E., 600 m., common, *Gomes e Sousa* 1540; flowers yellow-rose.

DISTRIB.: Portuguese East Africa.

C. natalitia Meisn. in Hook., Lond. Journ. Bot. II: 67 (1843); Bak. fil. in Journ. Linn. Soc. Bot. XLII: 410 (1914).

Nyassa: Massangulo, damp places, not common, *Gomes e Sousa* 1446; flowers yellow.

Distrib.: Widely spread in Tropical Africa and in Natal.

Indigofera L.

I. Hockii De Wild. & Bak. fil. in Fedde, Repert. XII: 297 (1913); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. I: 131 (1926).

Nyassa: Massangulo, xerophyte forest, *Gomes e Sousa* 1438; flowers carmine.

Distrib.: Belgian Congo.

I. secundiflora Poir. in Encyc. Méth. Bot. Suppl. III: 148 (1813); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. I: 152 (1926).

Nyassa: Massangulo, open forest, *Gomes e Sousa* 1281; sub-shrub, flowers rose.

Distrib.: Upper Guinea, Sudan, E. Trop. Africa.

I. trachyphylla Benth. ex Oliv. in Hook. Ic. Pl. XIV: 39, t. 1354 (1881); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. I: 103 (1926).

Nyassa: Massangulo, *Gomes e Sousa* 1667.

Distrib.: Nyasaland, N. E. Rhodesia.

I. Antunesiana Harms in Engl., Bot. Jahrb. XXVI: 285 (1899); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. I: 136 (1926).

Nyassa: Missão de S.^{to} António de Mecango, *Gomes e Sousa* 1659; flowers carmine.

Distrib.: Angola, Nyasaland.

I. Sousae M. A. Exell, sp. nov.

Suffrutex, caulibus dense brunneo-glanduloso-pubescentibus. *Stipulae* subulatae, glanduloso-pubescentes, ± 3 mm. longae. *Folia* imparipinnata, saepissime 11-foliolata, foliolis oppositis, petiolo 7-10 mm. longo, cum rhachide glanduloso-pubescente; foliolis ellipticis vel oblanceolatis, basin versus angustatis, apice leviter emarginatis et mucronulatis, supra subtusque adpresse pubescentibus, costa subtus glandulosa, 8-14 mm. longis, 3-5 mm. latis. *Inflorescentiae* axillares, racemosae, rhachide glanduloso-pubescente; bracteis parvis, subulatis, glanduloso-pubescentibus. *Calyx* hirsutus, dentibus praecipue marginibus glandulosis, subulatis, ad 1,5 mm. longis, tubo ± 0, 5 mm. longo. *Vexillum* ovatum obtusum, ± 4 mm. longum, dorso adpresse-pubescens, apice sparse glandulosum. *Alae* angustae, subglabrae, ± 2 mm. longae. *Carina* extus adpresse-pubescens, apice glandulosa. *Ovarium* lineare, hirsutum, 4-5-ovulatum; stylo glabro, applanato.

Nyassa: Massangulo, not common, *Gomes e Sousa* 1284 (type in Herb. Coimbra); suffrutex, flowers carmine.

This species is closely allied to *I. masukuensis* Bak. and *I. dasyantha* Bak. fil. It differs from both in its glandular-pubescent rhachis and petioles and very small flowers. A specimen in Herb. Kew, *Buchanan* 153, from Nyasaland, agrees exactly with the *Gomes e Sousa* plant.

Tephrosia Pers.

T. Heckmanniana Harms in Engl., Bot. Jahrb. XXX: 326 (1901); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. I: 196 (1926).

Nyassa: Massangulo, damp locality, R. Chilope, *Gomes e Sousa* 1456.

Distrib.: Nyasaland, S. Tanganyika Terr.

T. Kirkii Bak. in Oliv., Fl. Trop. Afr. II: 115 (1871); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. I: 200 (1926).

Nyassa: Massangulo, on road, *Gomes e Sousa* 1350; «N'tutu», flowers violet.

This determination is provisional; flowers and fruits are needed.

Distrib.: Mozambique.

Aeschynomene L.

A. glutinosa Taub. in Engl., Bot. Jahrb. XXIII: 190 (1896); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. II: 299 (1929).

Nyassa: Massangulo, *Gomes e Sousa* 1335; «Cinhata», small shrub, flowers yellow.

Distrib.: Nyasaland, Rhodesia.

Smithia Ait.

S. Carsonii Bak. in Bull. Misc. Inf. Kew: 156 (1893); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. II: 309 (1929).

Nyassa: Massangulo, bank of R. Lipenda, *Gomes e Sousa* 1448.

Distrib.: Tanganyika Terr.

S. strigosa Benth. ex Bak. in Oliv., Fl. Trop. Afr. II: 154 (1871); Bak. fil. *l. c.* 306.

Nyassa: Massangulo, common, *Gomes e Sousa* 1447; xerophyte, flowers yellow.

Distrib.: Angola, Gazaland, Nyasaland, Tanganyika Terr., Belgian Congo.

Desmodium Desv.

D. tanganyikense Bak. in Bull. Misc. Inf. Kew: 65 (1895); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. II: 328 (1929).

Nyassa: Massangulo, open forest, not common, *Gomes e Sousa* 1285.

Distrib.: Lake Tanganyika, Angola, Belgian Congo.

Droogmansia De Wild.

D. Whytei Schindl. in Fedde, Repert. XXIII: 271 (1926); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. II: 334 (1929).

Nyassa: Metonia, common in open woodland, *Gomes e Sousa* 1547, 1553, 1554, 1559; shrub 1 m. high, flowers violet. *Gomes e Sousa* 1558 from the same locality is a white-flowered form.

Distrib.: N. Nyasaland, Tanganyika Terr.

Pseudarthria Wight & Arn.

P. Hookeri Wight & Arn., Prod. Fl. Penin. Ind. Or.: 209 (1834); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. II: 339 (1929).

Nyassa: Massangulo, open woodland, not common, *Gomes e Sousa* 1296; flowers carmine. A form.

Distrib.: Widely spread in Tropical Africa.

Dolichos L.

D. Buchananii Harms in Engl., Bot. Jahrb. XXVI: 318 (1899); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. II: 440 (1929).

Nyassa: Massangulo, very common in open woodland, *Gomes e Sousa* 1021, 1237; Metonia, very common, *Gomes e Sousa* 1570; flowers rosy-violet.

Distrib.: Nyasaland, Gazaland, Mozambique, Rhodesia, Angola.

Adenodolichos Harms

A. Harmsianus De Wild. var. **acutifoliolatus** Bak. fil., Legum. Trop. Afr. II: 457 (1929).

Nyassa: Massangulo, *Gomes e Sousa* 1110, 1243, 1246, 1279, 1293; near R. Chilope, common, *Gomes e Sousa* 1228; flowers carmine.

Distrib.: Belgian Congo.

Rhynchosia Lour.

R. imbricata Bak. in Bull. Misc. Inf. Kew: 263 (1897); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. II: 479 (1929).

Nyassa: Massangulo, xerophyte forest, not common, *Gomes e Sousa* 1450.

Distrib.: Nyasaland, Tanganyika, Uganda.

R. clivorum S. Moore in Journ. of Bot. XVI: 131 (1878): Bak. fil., Legum. Trop. Afr. II: 482 (1929).

Nyassa: Massangulo, not frequent, *Gomes e Sousa* 1492. A provisional determination as there are no flowers or fruit with this specimen.

Distrib.: Gazaland.

Eriosema Desv.

E. ellipticum Welw. ex Bak. in Oliv., Fl. Trop. Afr. II: 227 (1871); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. II: 511 (1929).

Nyassa: Metonia, open woodland, in small communities, very common, *Gomes e Sousa* 1542, 1545, 1546, 1556, 1567; flowers yellow or orange.

Distrib.: S. Trop. Africa.

E. erectum Bak. fil. in Journ of Bot. LXIV: 302 (1926); Legum. Trop. Afr. II: 505 (1929).

Nyassa: Massangulo, open woodland, not common, *Gomes e Sousa* 1138; Missão de S.to António de Mecango, in small communities, *Gomes e Sousa* 1636, 1660; flowers yellow.

Distrib.: S. Rhodesia, Nyasaland.

E. Sousae M. A. Exell, sp. nov.

Caulis sublignosus angulatus, fusco-pubescens. *Stipulae* foliaceae, dorso pubescentes, oblongo-lanceolatae, acutissimae, ± 12 mm. longae, 3-4 mm. latae. *Folia* 3-foliolata, petiolo longo, pubescente, juventute 2-2.5 cm. longo, foliolo terminale ceteris ± 7 mm. distante; foliolis juventute dense adpresse pubescentibus, lanceolatis vel ellipticis vel elliptico-ovatis, acutissimis, ± 2 cm. longis, 5-8 mm. latis. *Flores* lutei in racemis dense multifloris in axillis foliorum superiorum dispositi, pedunculo pubescente ad 3 cm. longo. *Calyx* extus pubescens, tubo ± 2.5 mm. longo, dentibus acutissimis ad 2 mm. longis. *Vexillum* limbo suborbiculare, extus pubescente, basi attenuatum, auriculatum, in toto ± 7 mm. longum. *Alae* oblongae apice curvatae, basi in unguem angustum attenuatae. *Carina* falcato-oblonga, ± 9 mm. longa, ungue angusto. *Stamina* 9 & 1. *Ovarium* dense sericeo-argenteo-barbatum, stylo longo, tenue, subglabro.

Nyassa: Missão Católica, Unango, very common, *Gomes e Sousa* 1025 (type in Herb. Coimbra).

The flowers on the specimen are fully developed but the leaves are apparently in the young state. It is noticeable on account of the unusually long petioles and rhachis between the lower two leaflets and the terminal one.

This species is allied to *E. parviflorum* E. Mey. in some respects but differs in the stipules, shape of leaflets, calyx

and length of inflorescence. In stipules, petioles and shape of leaflets it more nearly approaches *E. erectum* Bak. fil. and *E. montanum* Bak. fil., but is altogether smaller in leaves and flowers and more slender as to petioles and peduncles.

Ostryoderris Dunn

O. Stuhlmannii (Taub.) Dunn ex Bak. fil., Legum. Trop. Afr. II: 563 (1929); *Deguelia Stuhlmannii* Taub. in Engl., Pflanzenw. Ost-Afr. C.: 218 (1895).

Nyassa: shore of Lake Nyasa between Kabue and Bueca, not common, *Gomes e Sousa* 1522.

Distrib.: Tanganyika Terr., Nyasaland, Portuguese E. Africa.

Cassia L.

C. mimosoides L., Sp. Pl. I: 379 (1753) sensu lato; Bak. fil., Legum. Trop. Afr. III: 642 (1930).

Nyassa: Planalto de Lichinga, very common in open woodland, *Gomes e Sousa* 1076, 1090; Massangulo, *Gomes e Sousa* 1259, 1339.

Distrib.: Widely spread in the tropics.

For details of the many forms and variations of this species cf. Ghesquière in Bull. Jard. Bot. Brux. IX, fasc. 3: 139 (1932).

C. abbreviata Oliv., Fl. Trop. Afr. II: 271 (1871); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. III: 632 (1930).

Nyassa: near Cuamba, Inhamnelos Mts., *Gomes e Sousa* 1590.

Distrib.: Mozambique, Nyasaland, Rhodesia, Tanganyika Terr., Uganda.

C. Petersiana Bolle in Peters, Naturwiss. Reise Mossamb. Bot.: 13 (1861); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. III: 633 (1930).

Nyassa: Massangulo, xerophyte forest, *Gomes e Sousa* 1376; shrub or small tree.

This specimen may belong here, though its leaflets are somewhat broader than in *C. Petersiana* and its bracts are particularly conspicuous. Possibly it is *C. tettensis* Bolle, but the type material of this species is too inadequate to judge properly.

Distrib.: Widely spread, especially in E. Africa, reaching Rhodesia in the south.

Bauhinia L.

B. Thonningii Schumach. in Dansk. Vid. Selsk. Naturvid. Math. Afhandl. III: 223 (1828); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. III: 657 (1930).

Nyassa: Massangulo, common in open woodland, *Gomes e Sousa* 1312; a small tree with a broad rounded head, flowers white, lilac-edged.

Distrib.: Widely spread in Tropical Africa.

Berlinia Soland.

B. (Isoberlinia) globiflora (Benth.) Harms in Engl. & Drude, Veg. der Erde IX, Pflanzenw. Afr. III, 1: 472 (1915); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. III: 689 (1930); *Brachystegia globiflora* Benth. in Hook. Ic. Pl. XIV: sub tab. 1359 (1881).

Nyassa: Massangulo, not common, *Gomes e Sousa* 1245.

Distrib.: Tanganyika Terr., Nyasaland, Portuguese E. Africa, Rhodesia, Belgian Congo.

Brachystegia Benth.

(Specimens of this genus and the preceding one have been determined by Messrs. A. C. Hoyle and H. Dunkley of Oxford.)

B. apertifolia Hutch. & Burtt Davy in Bull. Misc. Inf. Kew: 154 (1923); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. III: 726 (1930).

Nyassa: Metonia, open forest, dominant, *Gomes e Sousa* 1592, 1594; Massangulo, *Gomes e Sousa* 1598, 1600, 1601, 1602, 1603, 1607, 1608, 1609.

These are this species or very near.

Distrib.: Belgian Congo, Angola, Nyasaland.

B. utilis Hutch. & Burtt Davy *l. c.*: 155; Bak. fil. *l. c.*: 725.

Nyassa: Metonia, open forest, dominant, *Gomes e Sousa* 1564, 1572; Massangulo, *Gomes e Sousa* 1606; «Mujombo».

Distrib.: Nyasaland, Portuguese E. Africa, N. Rhodesia, Angola, Belgian Congo.

B. flagristipulata Taub. in Engl., Pflanzenw. Ost-Afr. C.: 198 (1895); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. III: 722 (1930).

Nyassa: Metonia, *Gomes e Sousa* 1596; Massangulo, open forest, dominant, *Gomes e Sousa* 1599.

Distrib.: Tanganyika Terr., Nyasaland, N. Rhodesia.

B. longifolia Benth. in Hook. Ic. Pl. XIV: sub tab. 1359 (1881); Bak. fil., Legum. Trop. Afr. III: 723 (1930).

Nyassa: Metonia, open forest, *Gomes e Sousa* 1595, 1597.

These two specimens are very near this species. The bracteoles and ovary stipe are longer than in the type and the leaflets are more oblong.

Distrib.: Nyasaland, N. Rhodesia, Tanganyika Terr.

Elephantorrhiza Benth.

E. Goetzei (Harms) Harms in Engl. & Drude, Veg. der Erde IX, Pflanzenw. Afr. III, 1 : 400 (1915) ; Bak. fil., Legum. Trop. Afr. III : 802 (1930) ; *Piptadenia Goetzei* Harms in Engl., Bot. Jahrb. XXVIII : 397 (1900).

Nyassa : Mandimbe, 800 m., *Gomes e Sousa* 1581 ; also 1614 from Metonia may be this species, but the material is too scanty to be certain, having got broken in transit.

Distrib. : Tanganyika Terr., Zanzibar.

Acacia Mill.

A. Rehmanniana Schinz in Bull. Herb. Boiss. VI : 525 (1898) ; Bak. fil., Legum. Trop. Afr. III : 838 (1930).

Nyassa : near Metonia, *Gomes e Sousa* 1575 ; tree of 8 m., horizontal head, inflorescence white.

Distrib. : S. Trop. Africa, Togoland, Gold Coast, Sudan.

A. Buchananii Harms in Engl., Bot. Jahrb. XXX : 76 (1901) ; Bak. fil., Legum. Trop. Afr. III : 852 (1930).

Nyassa : Metonia, *Gomes e Sousa* 1330 ; small tree or shrub, flowers yellow, very aromatic.

Distrib. : Nyasaland, Rhodesia, Belgian Congo, Uganda, Tanganyika Terr.

I should like to thank the Keeper of the Department of Botany, British Museum, for his kind permission to work with the National collection. I also gratefully acknowledge the valuable assistance of Mr. E. G. Baker and Miss D. Hillcoat.

SUR L'ÉVOLUTION DU CHONDRIOME

par

A. GONÇALVES DA CUNHA
(Institut Rocha Cabral)

Reçu le 9 février 1937

NOUS avons émis l'opinion que la cellule végétale présente une seule sorte de chondriome, ne pouvant exister deux rangées de ces organites, comme l'ont affirmé Guilliermond et son école. Cette opinion provient de nos observations sur l'origine des amyloplastes par différenciation mitochondriale dans les cellules de l'albumen de la graine de Blé (1) et sur l'origine des chloroplastes dans les cellules du point végétatif d'*Elodea canadensis* (2) et dans les cellules des extrémités du thalle d'une Characée (3).

Les études cytologiques que nous entreprenons maintenant sur les cellules de l'épiderme sécrétoire des nectaires de la feuille de *Ricinus communis*, portant sur les modifications subies par le chondriome au cours de la sécrétion du nectar, nous ont apporté de nouveaux éléments pour l'établissement de ce que nous appellerons l'évolution du chondriome.

En observant des préparations de nectaires avant et après la sécrétion, nous avons constaté que les chondriosomes ont subi des modifications très importantes portant sur leur forme, leur position et leur nombre. Nous avons

(1) GONÇALVES DA CUNHA, A. — Sur le dépôt d'amidon dans les cellules de l'albumen pendant le développement des graines, *C. R. Soc. de Biol.*, CX, 1045, 1932.

(2) *Id.*, Remarques sur la cytologie du bourgeon d'*Elodea canadensis* *Arch. Portug. Sc. Biol.*, II, 242, 1929.

(3) *Id.*, Quelques observations cytologiques dans les cellules végétatives de *Chara vulgaris* L. var. *longibracteata* Kütz., *Bull. Soc. Portug. Sc. Nat.*, XII, 19, 1934.

déjà décrit les organites cellulaires chez les cellules avant la sécrétion (1). Le chondriome se présente sous forme de chondriocontes et de bâtonnets, les mitochondries granuleuses étant rares; il siège dans les deux extrémités, proximale et distale des cellules, surtout dans l'extremité proximale. Lorsque la sécrétion a son debut, on peut voir des mitochondries granuleuses se former à l'extremité distale des cellules, en même temps que les chondriocontes disparaissent dans l'extrémité proximale. Dans le voisinage du noyau, c'est à dire, dans la partie moyenne de la cellule, on peut voir quelques mitochondries granuleuses et des chondriomites. Nous pouvons conclure de cette observation que les chondriocontes existant dans la cellule adulte se disloquent dès l'extrémité proximale de la cellule vers l'extrémité distale, en se transformant en mitochondries granuleuses et en passant où non par la phase de chondriomite. Dans ce moment nous pouvons aussi voir le vacuone s'agrandir à l'extrémité distale, ce qui nous porte à la conviction que le nectar est élaboré dans les éléments du chondriome et accumulé ensuite dans le vacuome. La forme élaboratrice du chondriome doit être celle de mitochondrie granuleuse, ce que nous avons pu aussi constater pendant nos études sur la sécrétion de la diastase au cours de la germination de la graine de Blé (2).

Par contre nous avons pu assister à la formation des chloroplastes à partir du chondriome dans les cellules du point végétatif d'*Elodea canadensis*. Là ce sont les chondriocontes qui se transforment en des chloroplastes, les mitochondries des cellules méristématiques du point végétatif devrant passer par la forme de chondriocontes avant de devenir des chloroplastes.

Aussi chez les cellules de l'albumen de la graine de Blé, qui montrent un chondriome constitué par de nombreux chondriocontes dans les états les plus retardés du dévelop-

---

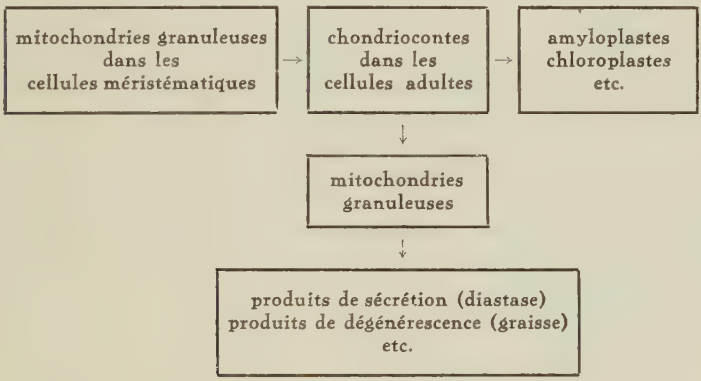
(1) Gonçalves da Cunha, A. — Quelques observations cytologiques sur les nectaires du pétiole de la feuille de *Ricinus communis* L., *Bull. Soc. Portug. Sc. Nat.*, XII, 121, 1936.

(2) *Id.*, Études cytologiques sur la germination des graines, *Bol. Soc. Broteriana*, 2.ª sér., VI, 6, 1928.

pement des graines, ce sont les chondriocontes qui se transforment en amyloplastes.

Comment peut-on accorder ces deux constatations pour l'etablissements d'une théorie unique?

Nous avons déjà fait remarquer que les réactions microchimiques montrent que les chondriocontes et les mitochondries granuleuses ne présentent pas la même résistance aux agents chimiques (1). En effet on sait que les mitochondries granuleuses souffrent une dissolution en présence de certaines réagents chimiques, pour lesquels les chodriocontes montrent une résistance assez grande. On peut alors penser que les mitochondries granuleuses étant la forme initiale du chondriome, celui-ci doit avoir l'évolution suivante:



Comme on voit dans ce tableau, les mitochondries granuleuses représentent une forme peu stable du chondriome, étant destinées à disparaître, soit par dissolution, soit par transformation dans des chondriocontes ou des produits inertes. Par contre les chondriocontes seront des formations stables destinées, soit à rester dans la cellule adulte, soit à devenir des organites cellulaires. De nombreuses observations faites par d'autres auteurs chez des

---

(1) Gonçalves da Cunha, A. — Quelques observations cytologiques dans les cellules végétatives de *Chara vulgaris* L. var. *longibracteata* Kütz., *Bull. Soc. Portug. Sc. Nat.*, XII, 19, 1936.

cellules les plus diverses, animales et végétales, nous permettent de contrôler cette conclusion; nous ne ferons reférence qu'aux travaux de DUBREUIL sur l'origine mitochondriale des goutelettes de graisse dans les cellules adipeuses (1) et de MOTTE sur l'origine des chloroplastes dans les Muscinées (2). Dans les travaux de DUBREUIL ce sont le plus souvent les mitochondries qui donnent naissance aux goutes de graisse chez des cellules animales; par contre dans les travaux de J. MOTTE ce sont les chondriocontes qui originent les chloroplastes chez des cellules végétales.

En résumant nous croyons pouvoir conclure que le chondriome doit subir une évolution dans la cellule et que sa forme n'est pas indifférente pour le rôle qu'il doit jouer dans la vie cellulaire. S'il s'agit des cellules méristématiques ou des cellules en voie de sécrétion ou de dégénérescence, le chondriome se présente sous forme de mitochondries granuleuses. Si, au contraire, nous avons affaire au chondriome des cellules adultes ou à des éléments mitochondriaux qui sont destinés à devenir des organites cellulaires ou des produits inertes de la cellule, le chondriome se présente sous forme de chondriocontes. Ces formes sont d'ailleurs transformables les unes dans les autres, comme on sait depuis longtemps.

Lisbonne Novembre 1936.

---

(1) DUBREUIL, G. — Les mitochondries des cellules adipeuses, *C. R. Soc. Biol.*, LXX, 48, 1911.

Id., Transformation directe des mitochondries et des chondriocontes en graises dans les cellules adipeuses, *C. R. Soc. Biol.*, LXX.

(2) MOTTE, J. — Contribution à la connaissance cytologique des Muscinées, *Ann. Sc. Nat. Bot.*, X, 292, 1928.

RECHERCHES CYTOLOGIQUES SUR QUELQUES ESPÈCES ET HYBRIDES DU GENRE *QUERCUS* (1)

par

J. VIEIRA NATIVIDADE

(Estação de Experimentação Florestal do Sobreiro)

Février 1937

INTRODUCTION

LE genre *Quercus*, dont on connaît près de cinq cents espèces, ne figure guère dans la Flore portugaise que par neuf espèces, quoique elles embrassent beaucoup de variétés, formes et hybrides. Si pourtant, la représentation de ce vaste genre est relativement pauvre, elle n'en contribue pas moins à la richesse du pays. Le Chêne-liège et le Chêne-yeuse, tout spécialement le premier, autant par l'étendue qu'ils couvrent que par la valeur des produits qu'ils fournissent, sont deux des essences forestières économiquement les plus importantes. Le Chêne-rouvre et le Chêne tauzin, dans les provinces du Nord, le Chêne portugais, plus particulièrement dans le centre du Pays, jouent aussi un grand rôle dans le peuplement de nos contrées.

La présente étude, qui au début se restreignait au Chêne-liège, au Chêne-yeuse et à leurs hybrides, s'est étendue plus tard à d'autres espèces qui n'avaient pas encore été examinées au point de vue cytologique — *Q. lusitanica*, *Q. fruticosa*, *Q. toza* — et aussi à la morphologie des chromosomes somatiques des *Q. Robur*, *Q. coccifera* et de l'hybride *Cerris* × *Suber*. En ce qui concerne les

(1) Ce travail a été publié en portugais dans les «Publications» de la Direction Générale des Eaux et Forêts du Portugal — Vol. IV, tome I, 1937.

Nous sommes heureux de pouvoir exprimer à notre collègue José da Cunha Monteiro notre très vive reconnaissance pour l'aide qu'il a bien voulu nous accorder dans la préparation du texte français.

espèces *Q. sessiliflora*, *Q. montana*, et l'hybride *Q. coccicifera* × *Ilex*, le faible matériel dont nous disposions et l'emploi d'un fixateur différent ne permirent que le dénombrement des chromosomes.

Nos recherches embrassent donc des espèces qui diffèrent profondément quant à leur *habitat* et à leur morphologie externe: les unes particulières à la zone méditerranéenne, les autres à aire très étendue; arbustes humbles et végétaux géants; espèces à feuilles caduques ou à feuilles persistantes, comprenant plusieurs sections des sous-genres *Lepidobalanus*, *Cerris* et *Sclerophyllodrys* de la classification de Schwarz (1936).

Le genre *Quercus*, qui caryologiquement est considéré comme uniforme, et dont les chromosomes ont des dimensions très exiguës, n'offre à l'investigateur que des attraits limités. Néanmoins, l'importance au point de vue génétique, taxonomique et phylogénétique de l'étude comparative des idiogrammes des espèces, et même des variétés que chaque espèce renferme, est si évidente — étant donné que le simple dénombrement des chromosomes ne suffit guère à éclairer le problème éminemment important des relations entre les espèces et les procéssus qui ont provoqué leur différentiation — qu'il fallait l'entreprendre, malgré les multiples difficultés qu'elle présentait. Et ce sont justement ces difficultés qui ont borné, jusqu'à présent, l'étude de la morphologie des chromosomes somatiques, et tout particulièrement les études caryométriques, aux seules espèces les plus favorables.

Parmi les Quercinées dont nous nous occupons, il en est dont le nombre de chromosomes avait déjà été l'objet de recherches; toutefois nous avions d'autres buts: 1) rechercher, par l'étude de la morphologie des chromosomes appartenant à quelques-unes des espèces de ce genre, s'il y a des différences caryologiques appréciables entre elles; 2) établir les idiogrammes des variétés et des formes botaniques de quelques-unes de ces espèces et spécialement de *Q. Suber*, en vue de vérifier si son polymorphisme très marqué est en relation avec des différences numériques ou structurales des chromosomes; 3) étudier le comportement caryologique

des hybrides, dans le but de vérifier si l'origine hybride est cytologiquement démontrable; et finalement: 4) surveiller le processus de meiose des cellules mères du pollen appartenant à quelques-unes des espèces non encore étudiées à ce point de vue.

Bien que convaincu d'avance que le petit nombre d'espèces qui furent l'objet d'investigations ne donnerait pas lieu à des conclusions fructueuses, en ce qui concerne l'évolution du genre *Quercus* et la phylogénie du Chêne-liège — l'espèce qui nous intéressait le plus —, cette étude, en précisant la caryologie de quelques espéces, prétend apporter une toute première contribution, si modeste soit-elle, à un sujet de première importance.

RECHERCHES PRÉALABLES

Les recherches cytologiques dans le genre *Quercus* sont tout à fait récentes, en nombre très limité, et rarement concordantes. Elles ont en vue surtout le dénombrement des chromosomes, soit dans les divisions somatiques, aux extrémités végétatives des racines, soit — et c'est le cas le plus fréquent — dans les divisions des cellules mères du pollen. Des auteurs ci-dessous mentionnés, pas un ne s'est occupé de la morphologie des chromosomes somatiques, ce qui explique que sa représentation, dans les illustrations publiées jusqu'ici, soit peu rigoureuse et ne nous renseigne ni sur leurs dimensions relatives, ni sur la position de leurs constrictions.

C'est à Cosens (1912) que l'on doit les premières recherches sur ce sujet. Il attribue au *Q. coccinea*, Muenchh la constitution $2n = 8$: «the root tips of the host *Q. coccinea*, Muenchh were found to give the same chromatic count (8 in number) and the chromosomes present the same feature of moving out to the poles of the spindle in groups of two». Les recherches ultérieures n'ont pas confirmé le nombre trouvé par cet auteur.

Longtemps après, Wetzel (1929), dans son étude sur les chromosomes des Fagacées, donne 11 comme nombre

haploïde des espèces suivantes, déterminé dans les métaphases de la première division des cellules mères du pollen: *Quercus Robur* L., *Q. sessilis*, Ehrh., *Q. pontica*, K. Koch, *Q. Libani*, Oliv., *Q. coccinea*, Wangh., *Q. Dalechampii* (*Q. toza*, Griseb.), *Q. Koehnii* (*Q. Ilex* × *sessilis*?), *Q. glandulifera*, *Q. macranthera*, Fisch. et Mey. Aux extrémités végétatives des racines le même auteur trouve 22 chromosomes dans les *Q. Cerris*, L. et *Q. nigra*, L., à propos desquels il écrit: « Die Chromosomen der somatischen Teilungen von *Qu. Cerris* und *Qu. nigra* haben die Form kurzer, gebogener Stäbchen. Manchmal schien es, als wenn einzelne Chromosomen sich durch besondere Länge auszeichneten, jedoch konnten keine konstanten Unterschiede zwischen den 22 diploiden Chromosomen festgestellt werden».

Plus récemment, Jaretzky (1930) parvint à vérifier, en utilisant les mêmes préparations ayant servi à l'étude de Wetzel, que le nombre haploïde de ces espèces est 12, au lieu de 11.

Les associations secondaires de chromosomes, non soupçonnées par cet auteur, qui s'étaient produites pendant la métaphase I, permettent d'expliquer l'erreur commise. Jaretzky, de son côté, attribue à l'insuffisance du matériel et à une fixation imparfaite l'erreur commise dans la détermination du nombre des chromosomes au cours des métaphases somatiques des *Q. Cerris* et *Q. nigra*.

Les recherches de Ghimpu (1929) ont, pour nous, un interêt tout particulier, car elles se rapportent à quelques-unes des espèces dont nous nous occupons dans cette étude. L'auteur a trouvé, aux sommets végétatifs des racines de *Q. Suber*, *Q. Ilex*, *Q. coccifera*, *Q. palustris* et *Q. Cerris*, 24 chromosomes, qu'il décrit de la manière suivante: «Les chromosomes de ces cinq espèces de Quercus ne sont pas tous de même taille; les plus petits d'entre eux n'ont que 1 μ de longueur, tandis que les plus grands peuvent mesurer jusqu'à 3 μ. Ils se présentent sous la forme de bâtonnets, de V ou de J».

Quant au nombre de chromosomes chez *Q. Suber*, *Q. Ilex* et *Q. coccifera*, nos observations sont parfaitement

d'acccord avec celles de Ghimpu; cependant, en examinant ses dessins, on est amené à des conclusions différentes des nôtres, ce qui est évidemment dû, soit à d'autres procédés de fixation, soit au choix d'autres régions de la racine. Dans ces dessins les chromosomes de *Q. Ilex* apparaissent bien plus petits que ceux de *Q. Suber*, et ceux de *Q. coccifera* plus courts et moins épais que ceux de ces deux espèces, contrairement à ce que nous avons vérifié. En outre, nous n'avons observé, dans aucune des espèces étudiées, des anomalies de la nature de celles qui sont signalées par cet auteur: « 1 ou 2 chromosomes ne s'agrègent pas à la plaque équatoriale, ils restent dans son voisinage et se clivent en même temps que les chromosomes qui la constituent. Cette disposition provoque, dans la phase qui suit, un retard ou une avance dans la marche vers les pôles de ces chromosomes dissidents».

Chez toutes les espècés étudiées, le processus de la division nucléaire est entièrement normal.

Chez *Q. Robur*, L, et *Q. sessiliflora*, Mart., Hoeg (1929) trouve $n = 12$, comme Jaretzky et Ghimpu ont trouvé chez d'autres espèces du même genre.

Les recherches de Friesner (1930) et H. Aufderheide (1931) se trouvent cependant en désaccord avec celles-ci et même avec d'autres observations plus récentes. Le premier de ces auteurs trouve 12 chromosomes aux sommets végétatifs des racines et par conséquent 6 comme nombre haploïde, chez les espèces suivantes: — *Q. alba*, L., *Q. macrocarpa*, Michx., *Q. Prinus*, L., *Q. Michauxii*, Nutt., *Q. Muhlenbergii*, Engelm., *Q. borealis maxima*, Ashe, *Q. velutina* Lam., *Q. coccinea*, Muenchh, *Q. marilandica*, Muenchh et *Q. prinoides*, Willd., ce qui ferait admettre l'existence de la polyploïdie dans ce genre. Tischler (1931) attribue les nombres enregistrés par Friesner à une confusion entre la métaphase et l'anaphase. En effet, les inscriptions en marge des dessins que l'auteur présente sont, parfois, en désaccord avec les dessins eux-mêmes, ainsi qu'avec le processus de division et de séparation des chromosomes. Il en est de même pour ce qui concerne l'interprétation défectueuse à laquelle aboutit Miss Hellen Aufder-

HEIDE (1931), dans son étude sur les chromosomes de *Q. virginiana*, où elle adopte le point de vue de FRIESNER, et donne 6 comme nombre haploïde de cette espèce. La fausse interprétation ressort du texte même de l'auteur: «... if it were true, as Tischler says, that Friesner mesinterpreted what he saw, mistaking the metaphase, with its 24 chromosomas for the anaphase, cells should be found showing polar views of the anaphase with 48 daughter chromosomes. With this possibility in mind, the present writer had searched diligently for any such cells in her material. No cells were found showing more than 24 chromosomes in polar views».

Ce que cet auteur et FRIESNER appellent «pollar view of early anaphase showing 24 daughter chromosomes» est en réalité la métaphase, puisque cela ne serait possible que si la séparation des chromosomes avait lieu, non suivant l'axe du fuseau, mais en direction parallèle à l'équateur. On voit nettement l'impossibilité d'observer dans les vues polaires de l'anaphase simultanément — c'est-à-dire sur le même plan et côte-à-côte — les deux groupes de chromosomes résultant de la division. Les plaques ayant 12 chromosomes sont évidemment des plaques incomplètes. Ce point de vue est confirmé par les observations de Mrs. SAX (1930) sur des divisions de cellules mères du pollen, car pour quelques--unes des espèces étudiées par FRIESNER, elle trouva 12 chromosomes dans la métaphase I, correspondant à une garniture diploïde de 24 chromosomes.

Si parfois cet auteur crut avoir trouvé 11 ou encore 13 chromosomes, cela n'est pas dû, comme elle le suppose, aux irrégularités dans les divisions somatiques, mentionées par GHIMPU, mais à des associations de chromosomes pendant la métaphase I, lesquelles entrainent facilement un comptage erroné. Ces associations secondaires sont fréquentes aussi chez les espèces que nous avons examinées, et on en parlera le moment venu. Ce sont les espèces suivantes que Mrs. SAX a étudiées: *Q. ludoviciana*×; *Q. imbricaria*; *Q. Leana*×; *Q. exacta*×; *Q. velutina*; *Q. Muhlenbergii*; *Q. mongolica*; *Q. palustris*; *Q. alba*; *Q. macrocarpa*, *Q. bicolor* et *Q. montana*.

Il devient évident par ce bref résumé des recherches caryologiques du genre *Quercus*, que les investigateurs ont eu surtout la préoccupation de déterminer le nombre de chromosomes chez différentes espèces, et ont négligé l'analyse des caractères de leur morphologie. Si, parmi les plus récentes observations, l'on excepte celles de FRIESNER et de Miss AUFDERHEIDE, vraiment discordantes et qui, à vrai dire, n'emportent pas la conviction, on doit admettre que le nombre diploïde de chromosomes des espèces examinées jusqu'à présent est, au fait, de 24. Dans toutes les espèces que nous avons observées, nous avons trouvé ce même nombre.

Bien qu'au point de vue cytologique, on n'ait examiné qu'un petit nombre d'espèces connues, on n'a décelé aucun cas de polyploïdie. Ce fait est d'ailleurs fréquent chez les Bétulacées (Genres *Betula* et *Alnus*), famille qui offre une assez grande affinité avec celle des Fagacées, mais où la garniture diploïde est toutefois formée par 28 chromosomes (WOODWORTH, 1929).

Le nombre de chromosomes des Quercinées (24), de même que la constance numérique chez les espèces d'un même genre, sont communs à d'autres groupes de végétaux ligneux surtout chez les Gymnospermes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel que nous avons utilisé pour cette étude a été recueilli dans les provinces de Estremadura et Alentejo, sauf les glands de *Q. Robur* et *toza* que la 1.ère circonscription forestière — à Porto — nous a fournis. Les glands de *Q. sessiliflora* et de *Q. montana*, ainsi que ceux de beaucoup d'autres espèces dont l'étude est en cours, ont été récoltées, les unes du Royal Botanic Garden de Kew, les autres à l'Arnolds Arboretum de Jamaica Plan-Mass. par les bons soins de l'Institut Botanique Dr. Julio Henriques. Les fruits de l'hybride *Q. Cerris* × *Suber* proviennent du Botanic Garden, de Cambridge.

Les glands que nous avons semées en pot, ont émi, après amputation de l'extrémité de la radicule, un grand

nombre de racines latérales, dont on a fait la fixation pendant les mois de Janvier à Mai de 1935 et de 1936.

Fixation: La mise au point d'une fixation appropriée des sommets végétatifs des racines a été, pour nous, l'une des operations les plus difficiles, et qui ont retardé l'élaboration de la présente publication. Pour l'étude de la morphologie de chromosomes tellement petits, il est aisé de comprendre à quel point une parfaite fixation est importante, faute de quoi les moindres détails de la structure peuvent échapper. Bien qu'on ait réduit les objets aux plus petites dimensions, qu'on ait utilisé une grande quantité de liquide, renouvelé une demi-heure après la récolte du matériel, et que l'on ait eu recours à la raréfaction de l'air pour rendre la pénétration plus rapide, la fixation de ce matériel s'est montrée particulièrement délicate et a exigé l'essai, souvent infructueux, d'un grand nombre de fixateurs.

Les mélanges qui renferment de l'acide osmique — Flemming médian et fort, Benda, La Cour 2B, 2BE, 2BD — se révélèrent, dès le début, inadéquats.

Le fixateur de Lewitsky, essayé à diverses reprises en des proportions différentes, a donné des résultats satisfaisants. Il a fallu cependant l'écarter, à cause des difficultés qu'il apporte à la coloration. Les meilleurs résultats nous ont été donnés par les différentes modifications du liquide de Navachine, tout spécialement la modification de Bruun; toutefois la réussite en a été extrèmement irrégulière. De son côté le fixateur de S. Navachine — ac. chrom. 1 %-10, formol 16 %-4, ac. acét.-1 — contracte fortement les chromosomes et procure une définition imparfaite des constrictions, comme on peut l'observer sur quelques-unes des microphotographies. Pour l'exécution des dessins et des mensurations on ne fit usage que de matériel fixé d'aprés la formule de Bruun. Parmi les combinaisons du mélange acide chromique — formol — acide acétique, aucune ne se révéla nettement supérieure à celle-ci.

Le manque de continuité de l'accroîssement est, en outre, une difficulté inhérente à ce matériel. Chez les racines de ces espèces, les périodes de division nucléaire

succèdent tour à tour à de longues périodes de repos, pendant lesquelles on ne peut trouver une seule figure de mitose. Un simple examen externe, ne permet pas la détermination préalable de l'état où elles se trouvent, car les périodes d'intense accroîssement de la partie aérienne ne correspondent pas toujours à une semblable activité du système radiculaire. Tout comme l'accroîssement des branches, celui des racines manque donc nettement de continuité; et si l'on tient compte des irrégularités de la fixation, ont peut apprécier quelle énorme quantité de matériel on eut besoin de préparer pour l'élaboration de cette étude.

Les sommets des racines, incluses en paraffine selon la méthode courante, ont été coupés à l'épaisseur de 6 μ. On a employé pour la coloration le violet de gentiane selon la méthode de Newton (La Cour 1931), suivie du montage au baume (caedax).

Pour étudier les divisions des cellules mères du pollen, on a eu recours à l'infiltration par la paraffine, attendu que la grande épaisseur de la paroi des anthères rend l'emploi des frottis trop difficile. Les fleurs mâles adhérant faiblement aux chatons, et n'ayant que de faibles dimensions durant la période de division, la séparation des anthères à l'oeil nu n'est pas commode. C'est pourquoi on a eu recours à un microscope binoculaire de dissection. Tout en écartant les sépales, sans déplacer les fleurs de la place qu'elles occupent sur les chatons, on a pris les anthères à l'aide de l'aiguille lancéolée. Les plus belles fixations on été obtenues avec le fixateur de Navachine modifié par Karpechenko. On a aussi essayé de faire la fixation des fleurs complètes, en les traitant, pendant quelques secondes, par le fixateur de Carnoy et ensuite par celui de La Cour 2BD; toutefois les résultats furent moins heureux que ceux que l'on obtint en traitant les anthères séparément. Les blocs de paraffine ont été coupés à l'épaisseur de 15, 20 et 25 μ, et pour les coupes on a employé la méthode de coloration par le violet de gentiane.

Mensuration des chromosomes somatiques: Les toutes petites dimensions des chromosomes étudiés et la disposition favorable qu'ils prennent fréquemment, au niveau de la plaque équatoriale, facilitent jusqu'à un certain point leur dessin et leur mesure, et permettent d'éviter les méthodes de mensuration préconisées par KAGAWA (1927), LEWITSKY (1931), HASEGAWA (1932), CÂMARA (1934), d'ailleurs insuffisamment rigoureuses au cas présent, vu les possibilités restreintes du microscope. En effet, les branches des plus grands chromosomes isobrachiaux de notre matériel ont 1,6 à 1,8 μ, les chromosomes les plus petits de *Q. Suber* ne dépassent guère 1,4 μ; il en résulte l'impossibilité évidente de corriger rigoureusement les longueurs obtenues par la projection des chromosomes, lorsqu'ils ne se trouvent pas sur un plan parallèle à la platine du microscope, ou lorsqu'ils présentent des courbures, d'autant plus que chaque division de la vis micrométrique de notre microscope correspond à 2 μ.

Aidé, à la fois, par la quantité de matériel dont nous disposions et par les circonstances déjà signalées — toute petites dimensions et orientation avantageuse des chromosomes — nous avons préferé ne mettre à profit, pour les dessins ou les mensurations, que les plaques qui renfermaient au moins un chromosome de chaque type disposé sur le plan horizontal. Le travail devient ainsi plus lent, parcequ'il exige l'examen de nombreuses cellules et un choix attentif parmi celles qui offrent les conditions appropriées à l'exécution du dessin; toutefois il nous semble, vis-à-vis des ressources actuelles, que cette méthode, quoique discutable, est la plus rigoureuse pour ce matériel. D'autres investigateurs ont suivi une méthode analogue: LEWITSKY (1931) chez la *Oenothera*, NAVACHINE (1934) chez le genre *Crepis*, B. SCHAFER et LA COUR (1934) chez l'*Aconitum*, etc.

Les nombres que nous donnons pour chacune des espèces représentent la moyenne d'un grand nombre de mensurations, et nous indiquons, dans chacun des cas, l'erreur moyenne quadratique. Les mensurations ont été effectuées sur les dessins originaux au crayon, à l'aide du

compas et de l'échelle millimétrique, et suivant l'axe longitudinal des chromosomes. Cette méthode est la plus sûre, car les chromosomes se présentent rarement tordus ou enroulés.

Les différences, d'après le mode de fixation, sont très remarquables. Dans la même racine et jusque dans une même coupe microtomique, à côté de cellules où les chromosomes présentent des constrictions parfois tellement bien définies que les segments semblent détachés — tout comme il arrive lorsque les racines sont traitées par l'éther ou par l'hydrate de chloral (Sakamura 1920)—il y en a d'autres où les constrictions ne sont pas définies et dont les chromosomes présentent la *rod-shape*, forme sous laquelle on les a fait figurer jusqu'à présent. Pour les cellules du plerome, la fixation est, en général, absolument précaire, même quand les racines ont été coupées suivant leur axe en vue d'obtenir une pénétration plus rapide du fixateur. Là aussi les chromosomes semblent plus courts et plus condensés, ce qui concorde avec les observations de Navachine (1934) chez le genre *Crepis*.

Pour ce qui concerne les dimensions des chromosomes, afin de diminuer autant que possible les différences résultant du mode de fixation ou des réactions intra-cellulaires, nous avons uniquement utilisé des plaques équatoriales de la même région de la racine et seulement du materiel traité par le fixateur Navachine-Bruun.

Nous ne pouvons nous passer de signaler que les observations sur les chromosomes des chênes, malgré une fixation parfaite, présentent de grandes difficultés, en raison des dimensions exiguës de quelques-uns des chromosomes et des faibles différences qui existent entre beaucoup d'entre eux. Voilà pourquoi, au début, nous avons considéré les chromosomes des types *I*, *J*, *L* et *M*, comme identiques, étant donné que leur distinction n'est possible que par l'examen d'un nombre très grand de préparations.

Les observations ont été faites à l'aide d'un microscope binoculaire Zeiss, des objectifs apochromatiques à immersion Reichert 2 m/m, ouverture 1.40 (×96) et Zeiss 1,5 m/m, ouverture 1.30 (×120), avec les oculaires compensateurs

20 et 30; les dessins avec l'appareil d'Abbé aux amplifications de × 5000 et × 6500. On a utilisé, comme appareil d'illumination, la lampe Reichert Lux S à bas voltage, pourvue de l'écran vert 6156, et pour le travail microphotographique une lampe à source lumineuse punctiforme Zeiss, munie d'écrans convenables.

Les cellules qui permettent le meilleur dessin, ne sont pas toujours celles qui conviennent le mieux à la reproduction microphotographique. Aussi n'a-t-on pas eu pour la microphotographie les mêmes exigences d'uniformité dans le choix du fixateur et de la région de la racine. Néanmoins, les différences que l'on observe sur les microphotographies sont dues principalement à ce que les chromosomes ne se trouvaient pas tous rigoureusement dans un même plan, et a ce qu'il fallait sacrifier les détails de beaucoup d'entre eux afin d'obtenir un aperçu plus précis de l'ensemble.

OBSERVATIONS

Le nombre de chromosomes des espèces et des hybrides étudiés, déterminé dans les cellules des sommets végétatifs des racines ou dans la première métaphase des divisions des cellules-mères du pollen, fait l'objet du tableau suivant:

	$2n$ Sommets végétatifs des racines	n Métaphase I des cellules-mères du pollen
Quercus Suber, L.	24	12
Quercus Ilex, L.	24	—
Quercus lusitanica, Lam. . .	24	12
Quercus fruticosa, Brot. . .	24	—
Quercus coccifera, L. . . .	24	—
Quercus Robur, L.	24	—
Quercus toza, Bosc	24	—
Quercus Ilex × *Suber*, P. Cout.	24	—
Quercus Cerris × *Suber*. . .	24	—
**Quercus coccifera* × *Ilex* . .	24	—
**Quercus sessiliflora*, Salisb.. .	24	—
**Quercus montana*, Willd. . .	24	—

Chez les espèces *Q. Suber, Ilex* et *coccifera*, ainsi qu'il a été dit auparavant, le même nombre de chromosomes somatiques avait déjà été déterminé par Ghimpu (1929) et chez *Q. Robur* par Jaretzky (1930) et Hoeg (1929).

Quant aux espèces précédées de signe *, l'emploi d'un fixateur unique, autre que le fixateur habituel, ainsi que le matériel restreint dont nous disposions, impropre à l'étude de leur morphologie, nous permirent seulement de dénombrer les chromosomes.

MORPHOLOGIE DES CHROMOSOMES SOMATIQUES

QUERCUS SUBER, L.

Étant donné que cette espèce nous intéressait tout particulièrement, nous avons rassemblé, afin de l'étudier, une grande quantité de matériel de plusieurs provenances, renferment les différences les plus marquées dans la morphologie externe, et qui sont accentuées au plus haut degré, jusque dans la même variété botanique (Natividade, 1934).

Outre beaucoup d'autres formes intermédiaires, les variétés et les formes étudiées sont les suivantes:

Var. *genuina*, P. Cout.

Formes:

vulgaris
subintegrifolia
microcarpa
macrocarpa
subocultata

Var. *occidentalis* (Gay)

Formes:

microphyla
macrophyla

Var. *subcrinita*, P. Cout.

Formes:

parvifolia
grandifolia

L'étude de la morphologie des chromosomes somatiques, chez les variétés et les formes botaniques examinées, a révélé l'existence d'une uniformité caryotypique absolue. S'il existe des différences, elles ne peuvent pas être appréciées avec les moyens dont nous disposons à présent.

Cette uniformité caryotypique, comme il résulte de la suite de cette étude, n'est pas limitée aux variétés et aux formes d'une même espèce du genre *Quercus*. Les différences trouvées, parmi des espèces à morphologie externe profondément dissemblable, sont si petites que, le plus souvent, on ne peut pas les considérer comme nettement significatives; toutefois l'on ne s'est rendu compte de ce fait — qui nous aurait épargné une étude si vaste et minutieuse chez le Chêne-liège — qu'après avoir mené à bout l'étude de cette espèce.

En observant soigneusement dans ce matériel les caractéristiques numériques des chromosomes, on a vérifié que les proportions relatives entre la longueur des chromosomes de toutes les plantes étudiées chez cette espèce se maintiennent, alors même que les dimensions des chromosomes varient. Cette variabilité s'observe aussi, comme il a été dit, dans les cellules de la même racine, parfois dans la même coupe microtomique, selon la région considérée de la racine. Cela signifie que les circonstances qui déterminent l'allongement ou le raccourcissement des chromosomes intéressent uniformement toute la garniture chromosomique. Parmi les nombreuses plaques de métaphase que l'on a dessinées il y en a qui, appartenant d'ailleurs à des variétés différentes, présentent des chromosomes de dimensions identiques.

Les genômes des trois variétés, et des formes respectives, de *Q. Suber* ne diffèrent ni dans la grandeur ni dans la morphologie des chromosomes. Il n'est donc pas possible de faire caryologiquement l'interprétation de l'intense poly-

morphisme de cette espèce. De là résulte aussi l'impossibilité, au moyen des méthodes de recherche à notre portée, de mettre en évidence l'existence de races caryotypiques. La différenciation des variétés et des formes ne s'est donc

Fig. 1 — *Quercus Suber*, L. var. *genuina*, forme *microcarpa*. Métaphase dans une cellule du sommet végétatif de la racine. × 5000

Fig. 2 — *Quercus Suber*, L. var. *genuina*, forme *subocultata*, Métaphase dans une cellule du sommet végétatif de la racine. × 5000

Fig. 3 — *Quercus Suber*, L. var. *subcrinita*. Métaphase dans une cellule de la racine. × 5000

Fig. 4 — *Quercus Suber*, L. var. *occidentalis*. Métaphase dans une cellule de la racine. × 5000

pas traduite, en ce qui concerne les chromosomes, par des modifications structurales ou numériques appréciables.

Afin d'éviter les répétitions inutiles on n'a mentionné que les caractéristiques numériques et morphologiques de la variété *genuina*, forme *microcarpa*, dont les glands proviennent de l'arbre C-139. Quant aux autres variétés

on présente des dessins et dcs microphotographies des plaques de métaphase.

En ce qui concerne la position des constrictions et conformément à la classification de Lewitsky (1931), les chromosomes du Chêne-liège se groupent de la manière suivante:

6 paires de chromosomes isobrachiaux (constriction médiane);
4 paires de chromosomes hetérobrachiaux (constriction submédiane);
2 paires de chromosomes céphalobrachiaux (constriction subterminale).

Mais si l'on considère leurs dimensions, ils forment en realité 12 types distincts, quoique les différences de longueur soient parfois très faibles, ne dépassant guère un μ pour les plus petits chromosomes.

Cette circonstance, ajoutée au nombre assez élevé de chromosomes chez le genre, rendent malcommode, peu précise et faiblement avantageuse sa représentation par des symboles. On a jugé préférable de désigner par les lettres da l'alphabet les différents types de chromosomes trouvés. Dans le tableau I l'on a résumé les caractéristiques numériques de la garniture haploïde. Les observations les plus soigneuses montrent qu'il n'existe pas, entre les chromosomes homologues de chacune des paires, de différences significatives, qu'elles se rapportent à la longueur ou à la position des constrictions. Afin de mettre en évidence cette circonstance on a choisi, parmi les plaques équatoriales les plus favorables, les chromosomes supposés homologues, qui on été dessinés sur du papier calque. Ces dessins furent ensuite amplifiés à l'aide d'un agrandisseur photographique, ce qui permit de porter l'amplification à 15.000 diamètres, et de faciliter ainsi l'observasion des différences possibles. Peut-être en raison d'une position moins favorable de quelques-uns des chromosomes, trouve-t-on quelquefois des petites différences de longueur entre les homologues de quelques paires, mais le plus souvent, celles que l'on peut déceler sont tellement insignifiantes qu'on a préféré les

négliger, jusqu'à ce qu'il soit permis d'en faire une plus nette différenciation, en mettant en oeuvre d'autres méthodes plus perfectionnées. Voilà pourquoi, les mensurations, tout comme les idiogrammes, se rapportent exclusivement à la garniture haploïde.

Tableau I

Quercus Suber, L.
var. *genuina*, forme *microcarpa*

Types de chromosomes	Longueur des branches μ	Longueur total μ
A	1.6 + 1.6	3.2 ± 0.16
B	1.2 + 1.2	2.4 ± 0.09
C	1.5 + 0.9	2.4 ± 0.11
D	1.4 + 0.8	2.2 ± 0.08
E	1.05 + 1.05	2.1 ± 0.06
F	1.6 + 0.2	1.8 ± 0.04
G	0.9 + 0.9	1.8 ± 0.06
H	1.2 + 0.55	1.75 ± 0.04
I	0.8 + 0.8	1.6 ± 0.08
J	1.0 + 0.6	1.6 ± 0.04
L	1.3 + 0.2	1.5 ± 0.04
M	0.7 + 0.7	1.4 ± 0.06
Totale pour la garniture haploïde.		23.75 ± 0.28

Les chromosomes des types *A*, *B*, *C*, *D*, et *E*, sont de caractérisation facile. Quoique les chromosomes *B* et *C* présentent une longueur égale, les différentes positions de la constriction cinétique facilitent leur distinction; les chromosomes *A*, *B* et *E*, tous munis d'une constriction médiane, ne se distinguent que par leur grandeur, et ce sont encore les différences de longueur qui rendent possible la distinction des chromosomes hétérobrachiaux *C* et *D*, dont la constriction est localisé de la même maniére.

La paire de chromosomes *F* mérite une mention toute spéciale. Dans le plus grand nombre de cas observés, les chromosomes sont céphalobrachiaux, c'est-à-dire que la constriction, toute proche de l'extrémité, sépare un segment

sensiblement égal à la largeur du chromosome; toutefois, en de rares cellules, on voit nettement un satellite, et toujours un seul. La rareté de cette occurence ne peut être due, ni à des imperfections de technique, ni à des observa-

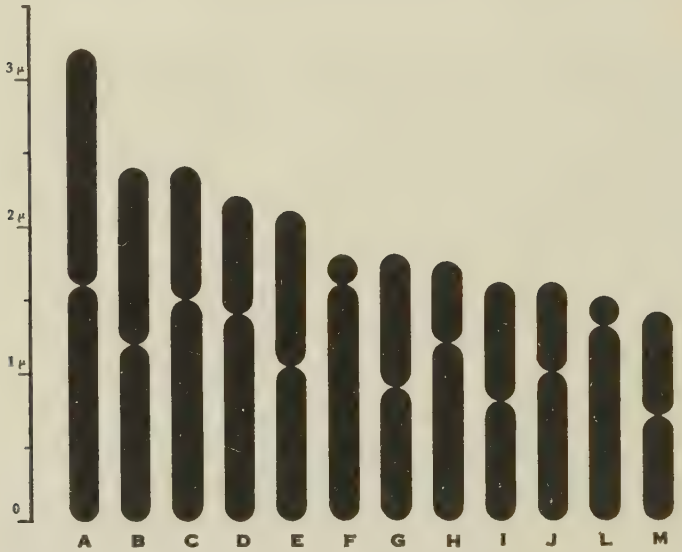


Fig. 5. — *Quercus Suber*, L. var. *genuina*
Représentation schématique de la garniture chromosomique haploïde

tions défectueuses, car chez les espèces *Q. coccifera*, *Q. toza*, *Q. fruticosa*, etc., ainsi que chez les hybrides *Q. Ilex* × *Suber* et *Q. Cerris* × *Suber* il a été possible, en beaucoup de cas, d'identifier un chromosome pourvu de satellite, et souvent même on a pu constater que les deux chromosomes de l'une des paires se trouvent munis de satellite. Il faut cependant remarquer que l'on a examiné chez le Chêne-liège un nombre de cellules notablement plus élévé.

Il ne s'agit pas, comme nous l'avons supposé au début, d'une paire typiquement hétéromorphe. Ainsi, l'asymétrie, exprimée par la présence d'un filament chez un seul des chromosomes de la paire, ne s'accorde pas avec l'hypothèse de l'amphyplastie différencielle de Navachine (1934), car, dans la plupart des cellules de la même racine, les satellites sont soudés au corps des chromosomes correspondants et

ce n'est qu'exceptionnellement que l'un d'entre eux présente un filament.

Les cas, que nous avons observés, où le filament est invisible ou très difficilement perceptible et où le satellite

Fig. 6. — Variations des chromosomes *F* dans des cellules de la même racine de *Q. Suber*, L. × 6500

Fig. 7. — Variations des chromosomes de la paire *F* dans des cellules de différentes variétés et formes de *Q. Suber*. × 6500

se montre comme un segment détaché, doivent être considérés comme une conséquence de la différenciation intense à laquelle le matériel a été poussé.

Les dimensions du satellite, ainsi que la longueur du filament sont très variables, aussi bien dans les cellules de la même racine, fig. 6, que dans le matériel provenant de différentes variétés ou formes botaniques, fig. 7. *Narcissus reflexus* et *N. triandrus*, d'après le récent rapport de Fernandes (1935), et *Crepis blattarioides* selon Geitier (1929) (cit. de Fernandes), se comportent de la même manière.

Les différences trouvées ne peuvent être attribuées à des irrégularités de fixation: — dans des cellules dont les chromosomes sont fortement contractés, comme il arrive fréquemment dans les préparations traitées au fixateur de Navachine, et tout spécialement quant il s'agit du matériel où l'on observe fréquemment les satellites (*Q. coccifera*, par exemple), il ne semble pas que le filament soit affecté par la contraction, quoique le corps du chromosome présente une longueur plus petite et l'aspect condensé caractéristique.

Bien que chez le Chêne-liège on n'ait jamais eu l'occasion de voir les deux chromosomes de la paire *F* accompagnés par leurs satellites typiques, on a pu vérifier, par contre que, dans d'autres espèces du même genre, le fait n'est pas rare.

Le matériel dont il s'agit ne se prête aucunement à l'analyse ou à l'interprétation soit des différentes dimensions du satellite dans les cellules de la même racine, soit de l'asymétrie apparente que la présence d'un satellite, avec filament plus ou moins long, détermine chez un seul des chromosomes nucléolaires, soit encore des raisons pour lesquelles, dans la plupart des cellules examinées, le filament disparait et le segment se trouve accolé au corps du chromosome (simple constriction).

Le nombre de figures de division est très réduit, pour ce matériel, lors même qu'il s'agit de radicelles en pleine croissance, ce qui interdit donc de suivre la prophase dès le début. De plus, non seulement les satellites sont d'une petitesse énervante mais il est encore impossible, hormis au moment de la métaphase, de faire la caractérisation des différents types de chromosomes et par conséquent de suivre la manière dont quelques-uns d'entre eux se comportent au cours de certaines périodes de la division. Et enfin, si l'on remarque que les chromosomes se trouvent très agglutinés pendant l'anaphase et la telophase, on s'apercevra de l'évidente impossibilité d'accomplir, sur ce matériel, la minutieuse étude que l'on se proposait de mener à bout.

Quoiqu'elles restent incomplètes pour le moment, nous présentons néanmoins nos observations et l'interprétation qui nous semble la plus acceptable, sans toutefois trop nous y arrêter, car elle n'intéresse cette étude que d'une façon toute secondaire.

Dans les sommets végétatifs des racines des différentes espèces de *Quercus* étudiées, les cellules uninucléolées se trouvent en prépondérance. Les cellules à deux nucléoles sont peu fréquentes, quoique l'on trouve quelquefois des nucléoles géminés en train de fusion. Dans les noyaux quiescents et surtout dans les noyaux interphasiques, lorsque l'auréole perinucléolaire est peu marquée, on peut

observer, au contact du nucléole, un ou deux corpuscules spheriques. Le cas de deux corpuscules est d'ailleurs rare et ils sont alors de taille inégale.

Ces corpuscules nucléolaires montrent la même coloration que le nucléole et ont souvent de grandes dimensions — 0.5 à 0.7 μ de diamètre. Ils correspondent donc aux éléments que Pelletier (1935) nomme micronucléoles et que Mazumdar et Datta (1935), Câmara (1935) et de Zeeuw (1936) considèrent comme résultant de gemmulation nucléolaire. Quoique n'ayant pas appliqué à notre matériel la réaction nucléale de Feulgen, l'identité de ces corpuscules et du nucléole nous semble, en raison de la technique employée, dûment établie. Sur le matériel dont nous avons fait usage, c'est dans les cellules du plérome que cette gemmulation est la plus fréquente.

A la surface nucléolaire existent, en outre, un ou deux corpuscules colorés d'une manière intense et de dimensions très reduites — 0.1 à 0.2 μ. Dans les états les plus avancés de la prophase nous avons vérifié qu'ils se trouvent reliés au «réseau» nucléaire. Par leur nombre, leurs dimensions, leur position et surtout par leur comportement ultérieur, ils correspondent évidemment aux satellites — interprétation conforme à celle de Navachine (1912), Heitz (1931), McClintock (1934) et Fernandes (1936).

Néanmoins il est parfois difficile d'établir la distinction entre ces éléments, en raison des dimensions intermédiaires entre les gemmules et les satellites et des différences de couleur moins accentuées. À la surface de beaucoup d'autres nucléoles l'on n'observe que les satellites, fig. 8.

Étant donné leur nature hétérochromatique et leur position sur le nucléole, on peut conclure que les satellites, pareillement à ce qui se produit chez les *Narcissus* (Fernandes, 1936), représentent la région nucléologénique. Et quoique, sur ce matériel, l'étude de la prophase offre, pour les raisons déjà données, d'énormes difficultés, et que le grand nombre de chromosomes et leurs toutes petites dimensions rendent très difficile l'interprétation des rares sujets propices à l'examen, il a été néanmoins possible d'observer quelques noyaux où la diversité par

rapport aux dimensions des satellites peut être attribuée au fait que la position du point le plus actif de la région nucléologénique n'est pas fixe (Fernandes 1936). Cela nous conduit aussi à admettre que, dans le même

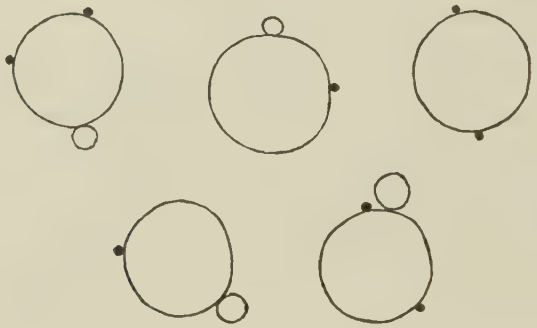


Fig. 8. — *Quercus Suber*, L. Gemmules et satellites à la surface du nucléole, pendant l'interphase. × 5000

noyau, les deux chromosomes nucléolaires peuvent avoir une conduite différente, c'est-à-dire que le point le plus actif de la région nucléologénique peut ne pas avoir une position identique dans les deux chromosomes.

Ainsi donc pour notre matériel, il semble que le point le plus actif de la région nucléologénique est en général terminal, mais qu'il n'est pas absolument fixe. Dès qu'il est terminal, la région nucléologénique se montre, dans les chromosomes métaphasiques, soudée au corps du chromosome correspondant. Il n'y a donc ni filament ni satellites typiques. C'est d'ailleurs le cas le plus fréquent chez le Chêne-liège et nous avons fait figurer comme céphalobrachiaux les deux chromosomes du type *F* dans lesquels la région nucléologénique constitue le plus petit segment. La conduite pendant la prophase, dont la fig. 9 donne la reproduction simplifiée, corrobore l'hypothèse de la position terminale du point le plus actif.

Cette position, d'ordinaire terminale, ne paraît cependant pas invariable, pour les deux chromosomes de la paire, dans toutes les cellules du même individu. Dans l'un des chromosomes nucléolaires du Chêne-liège, ou dans tous les

deux chez d'autres espèces, le point le plus actif peut prendre, dans quelques cellules, des positions différentes, tout en donnant lieu à la formation de satellites de dimensions variables. On peut interpréter la conduite de ces chromo-

Fig. 9. — Les deux chromosomes du type *F*, de *Q. Suber*, en contact avec le nucléole, pendant la prophase. × 5000

Fig. 10. — Différente conduite des chromosomes *F*, pendant la prophase. × 5000

somes satellifères, conformément à l'hypothèse de Fernandes (1936) pour *Narcissus reflexus*.

De cette façon, si le point le plus actif de la région nucléologénique est proche de la constriction, toute la région nucléologénique vient à former le satellite; s'il occupe une position intermédiaire, la région se scindera en deux par le développement du nucléole, et le satellite sera d'autant plus petit que le point le plus actif sera plus près de l'extrémité. La fig. 10 représente, d'une façon également simplifiée, un des rares cas de conduite inégale des deux chromosomes pendant la prophase, qu'il nous fut donné d'observer chez le Chêne-liège, et dont nous trouvons l'interprétation dans les limites de l'hypothèse ennoncée. Il faut remarquer que, sur les dessins des chromosomes satellifères, nous n'avons pas fait figurer la constriction cinétique, dont nous sommes forcés d'admettre l'existence, mais que l'extrême petitesse des chromosomes empêcha d'observer.

En ce qui concerne la longueur du filament, elle dépend, comme McClintock (1934) l'a démontré, du moment où le chromosome satellifère se détache du nucléole et de la distance à laquelle le satellite a été repoussé du corps du chromosome par le developpement du nucléole. Le filament sera, donc, d'autant plus long que le chromosome se

détachera plus tôt, ou encore que la distance à laquelle le satellite a été repoussé du corps du chromosome correspondant sera plus grande.

Les faits observés, non seulement chez le Chêne-liège, mais encore chez les autres espèces du genre *Quercus* qui furent l'objet de nos recherches, conduisent donc à admettre que les chromosomes nucléolaires peuvent se comporter, par rapport à la position du point le plus actif de la région nucléologénique, comme il suit:

1) Le point le plus actif se trouve à l'extrémité des deux chromosomes: Il n'y a donc, ni filament, ni satellites typiques.
2) Le point le plus actif est terminal dans un seul chromosome et, dans l'autre, il se trouve à une distance plus ou moins grande de l'extrémité: un seul des chromosomes présentera le filament et le satellite.
3) Le point le plus actif n'est terminal dans aucun des chromosomes, mais il se trouve à une plus ou moins grande distance de l'extrémité: les deux chromosomes présentent le filament et le satellite.

Chez le genre *Quercus*, ces trois aspects peuvent être observés dans les cellules d'un même individu. Tout en ignorant les causes qui provoquent cette variabilité, mais en tenant compte de la rareté des types 2 et 3, nous nous bornons à suggérer que la position du point le plus actif de la région nucléologénique évolue, pour le genre *Quercus*, dans le sens d'une localisation terminale et fixe. On peut dès-à-présent considérer cette localisation comme absolument prédominante.

Il reste à faire allusion aux autres types de chromosomes du Chêne-liège. Les variations que l'on rencontre dans la longueur des chromosomes des types *G* et *I*, et *H* et *J*, les premiers isobrachiaux, les derniers hétérobrachiaux, sont si faibles que, chez quelques cellules où ils se montrent fortement condensés, principalement dans les racines fixées à l'aide du liquide de Navachine, il est très difficile d'en faire la distinction. Si, dans ces conditions, les chromosomes

hétérobrachiaux, particulièrement ceux de la paire *J*, sont recourbés, il est difficile de déterminer rigoureusement la position de la constriction, seul moyen qui permette de les distinguer des chromosomes du type *I*. Il en est de même, en ce qui concerne les deux chromosomes du type *L*, que l'on n'a pu caractériser qu'après l'examen d'un grand nombre de cellules. On peut, en effet, très souvent, les confondre avec ceux du type *J*, en raison de la difficulté, déjà mentionnée, de déterminer avec rigueur la position des constrictions. Une seule fois il nous est arrivé de soupçonner que l'un des chromosomes de la paire *L* était muni d'un satellite, mais, puisque nous ne l'avions observé que dans une seule cellule, et là encore sans une netteté parfaite, nous ne pouvons retenir ce caractére. Enfin, les deux chromosomes du type *M*, qui, chez cette espèce, présentent les dimensions les plus petites, sont faciles à caractériser. En aucun cas il n'a été possible de constater l'existence de constrictions secondaires.

La division nucléaire se déroule d'une manière tout à fait normale, aussi bien chez le Chêne-liège que chez les autres espèces étudiées, c'est pourquoi nous n'avons fait de référence qu'aux chromosomes métaphasiques. Il faut, pourtant, indiquer que, parmi notre matériel, et même dans les fixations les mieux réussies, les chromosomes se montrent agglutinés pendant l'anaphase, de telle façon, que leur caractérisation, et le simple dénombrement lui-même, deviennent impossibles durant cette période. C'est pourquoi nous regardons, avec une certaine méfiance, les dessins de l'anaphase parus jusqu'à présent, se rapportant à quelques-unes des espèces de ce genre, où l'on présente les chromosomes absolument séparés et nettement distincts.

QUERCUS ILEX, L.

Nous avons examiné du matériel de la variété *Ballota* (Desf.), forme *rotundifolia*, Lam. et *oleoïdes* (Welw.) et de la variété *genuina*. P. Cout., forme *vulgaris*, sans trouver de différences appréciables quant à la structure ou au nombre des chromosomes. C'est la raison pour laquelle on

ne donne que les mensurations et l'idiogramme d'une seule forme de ces variétés.

Les types de chromosomes sont pareils à ceux de l'espèce précédente, ne différant que par la longueur. Les mensu-

Fig. 11. — *Quercus Ilex*, L., var. *Ballota* (DESF.)
Métaphase dans une cellule du sommet végétatif de la racine. × 5000

Tableau II

Quercus Ilex, L. Var. *Ballota* (DESF.) forme *oleoides* (WELW.)		
Types de chromosomes	Longueur des branches μ	Longueur totale μ
A	1.9 + 1.9	3.8 ± 0.10
B	1.4 + 1.4	2.8 ± 0.03
C	1.8 + 1.0	2.8 ± 0.05
D	1.5 + 0.9	2.4 ± 0.03
E	1.1 + 1.1	2.2 ± 0.08
F	1.7 + 0.2	1.9 ± 0.08
G	0.9 + 0.9	1.8 ± 0.04
H	1.2 + 0.6	1.8 ± 0.03
I	0.8 + 0.8	1.6 ± 0.03
J	1.0 + 0.6	1.6 ± 0.04
L	1.3 + 0.2	1.5 ± 0.03
M	0.75 + 0.75	1.5 ± 0.04
Totale pour la garniture haploïde.		25.7 ± 0.19

rations faites sur le matériel, traité dans des conditions aussi uniformes que possible, montrent que quelques-uns des chromosomes sont plus allongés que chez le Chêne-liège. La différence de longueur atteint, pour les chromo-

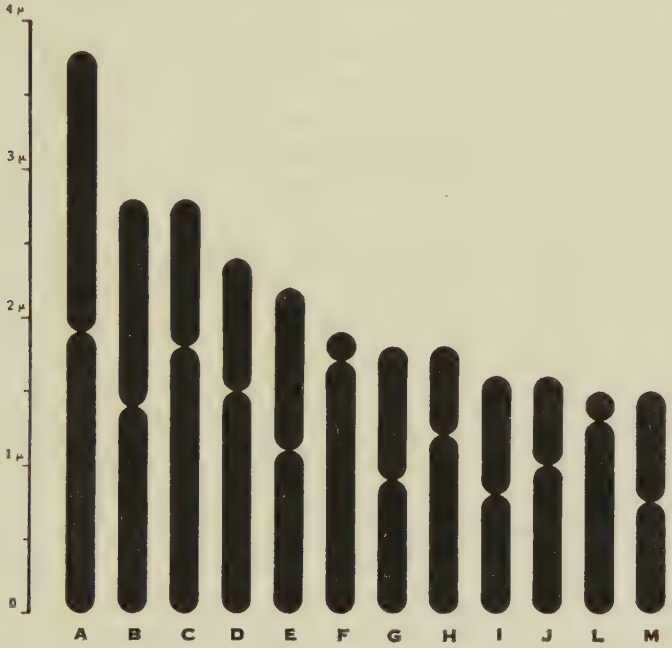


Fig. 12. — *Quercus Ilex*, L. var. *Ballota* (DESF.) forme *oleoides* (WELW.)
Représentation schématique de la garniture chromosomique haploïde

somes du type *A*, 0.6 μ (environ 20 %), pour les chromosomes des types *B* et *C* 0.4 μ (17 %), et pour les types *D* et *E* elle ne dépasse guère 0.2 μ.

Les chromosomes des types *L* et *M* qui, chez le Chêne-liège, sont à peine différents, ont chez le Chêne-yeuse la même longueur.

On doit, bien entendu, faire grande attention aux différentes circonstances, précédemment mentionées, qui exercent une influence plus on moins accentuée sur les dimensions des chromosomes et sur les erreurs de mesure inévitables. Il faut faire toute réserve lorsque les différences de longueur ne dépassent pas quelques dixièmes de micron.

Mais en vérité, si l'on tient compte des moyennes des mensurations effectuées et des écarts quadratiques moyens correspondants, les valeurs qui en résultent, au moins pour les chromosomes du type *A*, sont différentes, compte tenu de la signification. Les sommes des longueurs des chromosomes de la garniture haploïde, 23.75 ± 0.28 quant au *Q. Suber* et 25.07 ± 0.19 quant au *Q. Ilex*, sont également différentes au point de vue de l'analyse statistique. Les mensurations effectuées se trouvent représentées sur le tableau II et l'idiogramme correspondant sur la fig. 12.

Les chromosomes du Chêne-yeuse sont plus longs et probablement plus minces que ceux des autres espèces, contrairement à ce que l'on pourrait déduire des dessins de Ghimpu (1929). Il en résulte qu'ils se montrent presque toujours tellement courbés et en position si défavorable pour le dessin et la mensuration, qu'il n'a été possible, qu'après l'examen de beaucoup de matériel, de trouver des cellules permettant la reconstitution de l'idiogramme.

Tout comme chez le Chêne-liège, quoique moins fréquemment encore, un des chromosomes de la paire *F* présente parfois un satéllite, fig. 11. La paire *L* offre les difficultés de caractérisation, remarquées auparavant, et entre les chromosomes des types *L* et *M* on n'a pas pu observer la petite différence de longueur signalée à propos du Chêne-liège.

QUERCUS LUSITANICA, Lam.

Pour l'étude de cette espèce, les variétés *faginea* (Lam.) et *baetica*, Webb., firent l'objet des observations, sans qu'il fût possible, comme chez les espèces étudiées auparavant, de trouver des différences appréciables dans leurs garnitures chromosomiques.

Sur la fig. 13 et les microphotographies 8 et 9 de la planche I se trouvent reproduites quelques plaques équatoriales de cette espèce, et sur le tableau III l'on rassemble les caractéristiques numériques.

L'idiogramme, fig. 14, ressemble de près à celui du Chêne-liège, sauf pour les chromosomes *A*, *B* et *C* qui

présentent une longueur moyenne un peu plus grande, sans qu'ils soient, cependant, au point de vue statistique, notablement différents de ceux de cette espèce. Quant aux dimensions des chromosomes, le Chêne portugais se trouve, par rapport au Chêne-yeuse, dans les mêmes conditions que le Chêne-liège, raison de plus pour ne pas insister sur les différences trouvées. Exactement comme chez les espèces

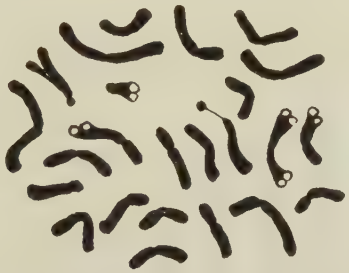


Fig. 13. — *Quercus lusitanica*, LAM. var. *baetica*, WEBB. forme *vulgaris*
Métaphase dans une cellule de la racine. × 5000

Tableau III

Quercus lusitanica, LAM. Var. *baetica*, WEBB. forme *vulgaris.*		
Types de chromosomes	Longueur des branches μ	Longueur totale μ
A	1.65 + 1.65	3.3 ± 0.11
B	1.3 + 1.3	2.6 ± 0.06
C	1.7 + 0.9	2.6 ± 0.08
D	1.4 + 0.8	2.2 ± 0.05
E	1.05 + 1.05	2.1 ± 0.07
F	1.6 + 0.2	1.8 ± 0.04
G	0.9 + 0.9	1.8 ± 0.03
H	1.1 + 0.6	1.7 ± 0.04
I	0.8 + 0.8	1.6 ± 0.04
J	1.1 + 0.45	1.55 ± 0.05
L	1.3 + 0.2	1.5 ± 0.03
M	0.7 + 0.7	1.4 ± 0.04
Totale pour la guarniture haploïde 24.15 ± 0.20		

précédentes, un des chromosomes de la paire *F* présente parfois un satellite, nettement visible sur les deux microphotographies; toutefois dans notre matériel, les cellules dans lesquelles les deux chromosomes de la paire *F* sont cephalobrachiaux ont la prédominance. La somme des longueurs de la garniture haploïde n'est pas différente de

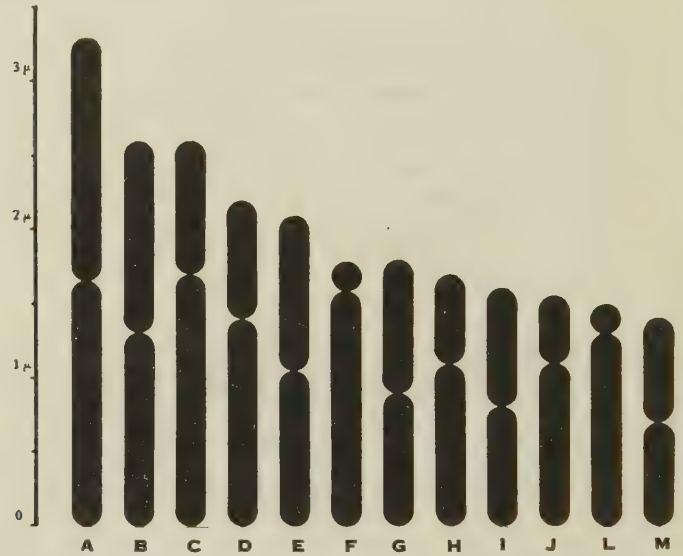


Fig. 14. — *Quercus lusitanica*, LAM. var. *baetica*, WEBB., forme *vulgaris*
Représentation schématique de la garniture chromosomique haploïde

celle du Chêne-liège, compte tenu de la signification. On peut, par là, se rendre bien compte que, pour ce matériel, la caryologie ne peut aider la résolution des problèmes taxonomiques. Il existe, en effet, au point de vue de la morphologie externe, des ressemblances beaucoup plus grandes entre le Chêne-liège et le Chêne-yeuse, qu'entre le Chêne-liège et le Chêne portugais; toutefois si l'on ne comptait que sur les caractéristiques numériques des chromosomes, on aboutirait à une conclusion tout à fait opposée.

Il ne faut cependant pas nier l'aide que les études de la nature de celle-ci peuvent apporter à la résolution des problèmes taxonomiques; on doit plutôt conclure que, chez

les espèces qui ont un même idiogramme, et où les chromosomes ne révèlent que des différences très faibles dans leur longueur, notamment chez le genre *Quercus*, des dimensions analogues des chromosomes ne traduisent pas toujours un rapprochement dans la systématique. Ce fait pourra être précisé par l'étude d'autres espèces où la dissemblance morphologique est encore plus grande.

Quoique, dans la flore de notre pays, cette espèce soit assurément la plus polymorphe (P. Coutinho [1936] signale 3 variétés, qui réunissent 16 formes botaniques), l'uniformité que l'on observe met en évidence que, tout à fait comme chez le Chêne-liège, l'on ne peut pas assigner une base caryologique à ce polymorphisme. La différenciation des variétés et des formes doit être non seulement le résultat d'altérations génétiques, ou de modifications qui influent sur les chromosomes d'une manière que, pour le moment, il nous est impossible de déceler, mais surtout la conséquence de l'hybridation, dont le rôle sera plus dûment apprécié.

QUERCUS FRUTICOSA, Brot.

Plus que les autres espèces que nous avons étudiées, celle qui nous occupe à présent a mérité un intérêt particulier, non seulement parce qu'elle n'avait pas encore été observée au point de vue cytologique, mais surtout parce qu'elle est, dans le genre, l'espèce la plus humble. Petit arbuste rabougri, nain et débile, à fructification précoce, il est l'exception singulière parmi les géants végétaux qui sont prépondérants dans la famille. Cependant il arrive parfois que cette dissemblance soit plus apparente que réelle. Il s'agit d'une espèce si proche de *Q. lusitanica* que, quelquefois, on la prend pour l'une ou l'autre des formes les plus humbles de cette espèce (cf. P. Coutinho, 1888). Les ressemblances deviennent encore plus parfaites, lorsqu'elles sont, toutes deux soumises à la coupe périodique, ce qui est courant dans nos forêts.

On s'est borné à l'étude de la forme *vulgaris*, la seule dont on a eu l'occasion de récolter du matériel, fig. 15.

Contrairement à ce que nous espérions au début, l'étude une fois accomplie ne nous apporta rien de vraîment intéressant. Ni la petitesse de cette espèce, ni même ses ressemblances avec le *Q. lusitanica* ne se prêtent à une interprétation cytologique.

Sur le tableau IV figurent les mensurations effectuées et sur la fig. 16 l'idiogramme qui s'y rapporte, où il est

Fig. 15. — *Quercus fruticosa*, BROT. forme *vulgaris*
Métaphase dans une cellule du sommet végétatif de la racine. × 5000

Tableau IV

Quercus fruticosa, BROT. forme *vulgaris*		
Types de chromosomes	Longueur des branches μ	Longueur totale μ
A	1.8 + 1.8	3.6 ± 0.08
B	1.35 + 1.35	2.7 ± 0.07
C	1.8 + 0.9	2.7 ± 0.05
D	1.65 + 0.8	2.45 ± 0.02
E	1.15 + 1.15	2.3 ± 0.03
F	1.75 + 0.2	1.95 ± 0.04
G	0.95 + 0.95	1.9 ± 0.04
H	1.3 + 0.6	1.9 ± 0.04
I	0.85 + 0.85	1.7 ± 0.03
J	1.1 + 0.6	1.7 ± 0.04
L	1.3 + 0.2	1.5 ± 0.02
M	0.7 + 0.7	1.4 ± 0.03
Totale pour la guarniture haploïde 25.80 ± 0.15		

aisé de vérifier qu'il présente les mêmes types de chromosomes que les espèces décrites auparavant. En ce qui concerne les dimensions, il n'y a entre elles que des différences très peu importantes. Ainsi les chromosomes des types *E* à *J* sont un peu plus allongés que ceux du Chêne portugais, du Chêne-liège et même du Chêne-yeuse. La som-

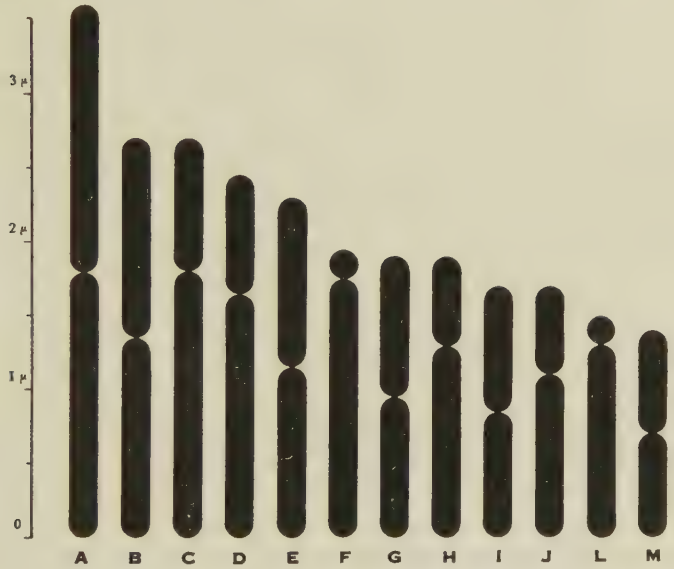


Fig. 16. — *Quercus fruticosa*, BROT.

Représentation schématique de la garniture chromosomique haploïde

me des longueurs de la garniture haploïde ne montre, par rapport au *Q. Ilex*, qu'une différence de 0.1 μ. C'est le *Q. fruticosa* qui nous a donné les plus grandes longueurs pour les chromosomes du type *D*, qui ont une valeur moyenne légèrement supérieure à celle des chromosomes du même type chez l'yeuse.

Les chromosomes du type *F* sont ici plus longs que chez les espèces précédentes. On a pu voir, sur un très petit nombre de sujets, que les deux chromosomes de la paire avaient des satellites nettement liés au corps du chromosome respectif par un long filament achromatique, dont il est possible quelquefois de reconnaître la nature double.

De même, les cellules où un seul des chromosomes montre le satellite détaché sont peu fréquentes, car, en général, les deux chromosomes se présentent comme céphalobrachiaux. Il en résulte qu'il est impossible d'attribuer à la présence des deux satellites une valeur quelconque qui puisse servir à la différentiation entre les espèces.

Relativement à l'interprétation des donnés caryométriques déjà signalée, le cas du *Q. fruticosa* apporte un nouveau témoignage. On vérifie, par exemple, que, pour beaucoup de chromosomes, les différences de longueur sont plus nettes avec le Chêne portugais, qu'avec le Chêne-yeuse, quoique l'analogie morphologique avec *Q. lusitanica* soit, sans contredit, plus forte. Les différences que l'on a pu observer sont, toutefois, pour le plus grand nombre des chromosomes, trop faibles pour qu'il vaille la peine d'en chercher la signification.

QUERCUS COCCIFERA, L.

Bien qu'elle soit également très polymorphe, cette espèce, dont la Flore Ligneuse enregistre 2 variétés et 9 formes botaniques, n'a été l'objet de nos observations que pour la variété *vera*, DC., forme *laxispinosa*, qui a révélé la même uniformité caryotypique que les espèces précédentes.

On voit sur la fig. 17 que, ni par leur longueur, ni par leur épaisseur, les chromosomes de *Q. coccifera* ne différent sensiblement de ceux du Chêne-liège ou du Chêne vert.

Le dessin de Ghimpu (1929), fig. 9-E, donnait l'impression d'une différence beaucoup plus marquée. Mais il faut tenir compte évidemment des variations qui peuvent être dues, soit au procédé de fixation, soit à l'emplacement de la figure de division dans la radicelle. Sur le tableau V, où se trouvent réunis les éléments numériques qui ont servi de base à l'idiogramme, la resssemblance avec *Q. Suber* et *Q. Ilex* apparaît mieux encore.

Tout au plus on-peut remarquer l'inégale longueur des chromosomes des types *B* et *C*, qui, dans les espèces précédentes, sont de dimensions égales, bien que la position des constrictions ne soit pas la même. Ce caractére se retrouve

dans *Q. Robur* et, encore que moins net, dans *Q. toza* et l'hybride *Q. Cerris* × *Suber*. Une autre particularité est à remarquer: c'est la plus grande fréquence avec laquelle on trouve, sur les plaques de la métaphase, les deux chromosomes de la paire *F* munis de satellites, et dont la fig. 19

Fig. 17. — *Quercus coccifera*, L. var. *vera*, DC. forme *laxispinosa*
Métaphase dans une cellule de la racine. × 5000

Tableau V

Quercus coccifera, L. Var. *vera*, DC. forme *laxispinosa*		
Types de chromosomes	Longueur des branches μ	Longueur totale μ
A	1.7 + 1.7	3.4 ± 0.09
B	1.4 + 1.4	2.8 ± 0.08
C	1.6 + 0.95	2.55 ± 0.04
D	1.5 + 0.85	2.35 ± 0.03
E	1.1 + 1.1	2.2 ± 0.04
F	1.75 + 0.2	1.95 ± 0.06
G	0.95 + 0.95	1.9 ± 0.06
H	1.4 + 0.5	1.9 ± 0.04
I	0.85 + 0.85	1.7 ± 0.06
J	1.2 + 0.5	1.7 ± 0.05
L	1.4 + 0.2	1.6 ± 0.03
M	0.75 + 0.75	1.5 ± 0.04
Totale pour la garniture haploïde		25.55 ± 0.19

donne quelques exemples. Dans les cellules de la même racine non seulement les dimensions du satellite varient, mais aussi la longueur du filament, qui peut être parfois très grande, comme on le voit sur l'un des dessins. Dans

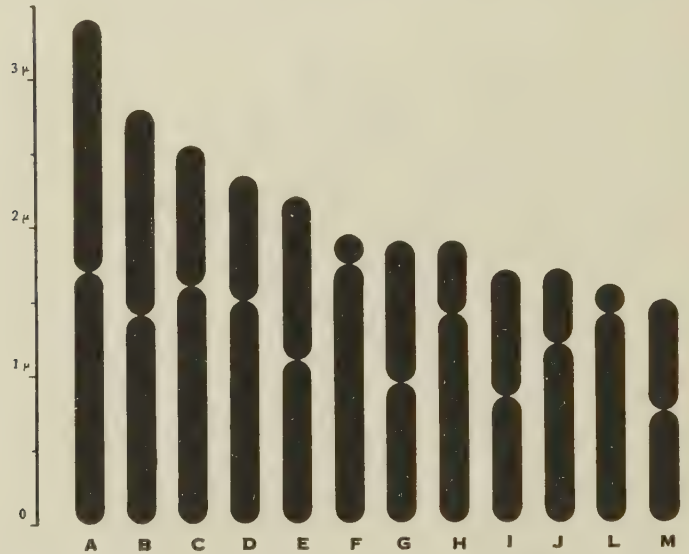


Fig. 18. — *Quercus coccifera*, L. var. *vera*, DC., forme *laxispinosa*
Représentation schématique de la garniture chromosomique haploïde

d'autres cas, au contraire, les segments sont directement soudés au corps du chromosome. A propos du Chêne-liège,

Fig. 19. — Différences de comportement des chromosomes de la paire *F* dans des cellules de la même racine de *Q. coccifera*. × 6500

nous avons suggéré une interprétation de cette diversité.

Le Chêne-kermès, comme le Chêne-yeuse, est à feuilles persistantes. Dans la classification de O. Schwarz (1936) il a été incorporé au sous-genre *Sclerophyllodrys*, qui comprend les sec. *Ilex*, *Pachyphyllum* et *Coccifera*. Au

Portugal ce Chêne donne, avec le Chêne-vert, un hybride qui a été étudié. Au point de vue caryométrique, cet hybride se trouve très voisin des *Q. Robur* et *Q. toza*, dont les caractères morphologiques externes diffèrent cependant au plus haut degré.

QUERCUS ROBUR, L.

Le matériel pour l'étude de cette espèce a été obtenu dans le Nord du pays, où elle est abondamment répandue, principalement dans la région littorale, sous la forme *longipedunculata*.

Fig. 20. – *Quercus Robur*, L., forme *longipedunculata*
Métaphase dans une cellule du sommet végétatif de la racine. × 5000

L'étude a montré que cette espèce est caryologiquement très semblable à la précédente, n'offrant qu'une légère différence dans la longueur de quelques-uns des chromosomes. Comme dans *Q. coccifera*, les chromosomes des types *B* et *C* sont de taille inégale. Entre les chromosomes des types *I* et *J* l'on peut voir une semblable diversité, comparable cette fois à celle que l'on trouve chez *Q. lusitanica* et *Q. toza*. La paire de chromosomes du type *F* offre un arrangement similaire à celui de *Q. coccifera*, quant au volume des satellites et aux dimensions du filament; nous nous sommes abstenus de donner de nouveaux dessins de cette particularité, puisque nons l'avons déjà fait à propos d'autres espèces.

Tableau VI

Quercus Robur, L. forme *longipedunculata*		
Types de chromosomes	Longueur des branches μ.	Longueur total μ.
A	1.7 + 1.7	3.4 ± 0.12
B	1.35 + 1.35	2.7 ± 0.05
C	1.6 + 0.9	2.5 ± 0.06
D	1.5 + 0.8	2.3 ± 0.04
E	1.1 + 1.1	2.2 ± 0.04
F	1.7 + 0.2	1.9 ± 0.03
G	0.9 + 0.9	1.8 ± 0.04
H	1.2 + 0.6	1.8 ± 0.05
I	0.85 + 0.85	1.7 ± 0.05
J	1.0 + 0.6	1.6 ± 0.04
L	1.3 + 0.2	1.5 ± 0.03
M	0.7 + 0.7	1.4 ± 0.04
Totale pour la garniture haploïde.		24.80 ± 0.19

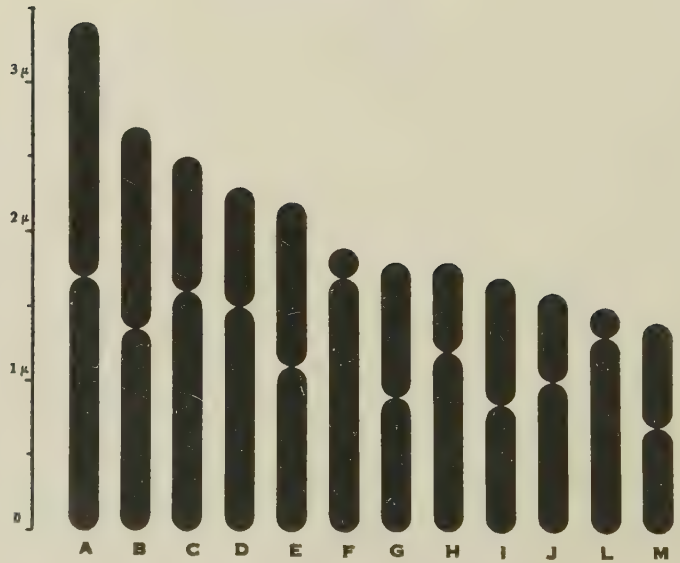


Fig. 21. — *Quercus Robur*, L., forme *longipedunculata*
Représentation schématique de la garniture chromosomique haploïde

Les trois espèces, *Q. lusitanica*, *Robur* et *toza* s'hybrident fréquemment entre elles et ce sont indubitablement les hybrides du genre *Quercus* qui sont les plus largement répandus dans le pays.

Au sujet de *Q. lusitanica* × *Robur*, P. Coutinho (1936) cite les formes suivantes: forme *faginea* × *Robur*, P. Cout., forme *alpestris* × *Robur*, P. Cout. et forme *baetica* × *Robur*, P. Cout.. Quoique, pour quelques-unes de ces formes, le matériel ne nous ait pas fait défaut, son étude nous a semblé dépourvue d'intérêt, après l'examen cytologique des hybrides *Q. Ilex* × *Suber* et *Q. Cerris* × *Suber*, car elle n'est pas susceptible d'apporter une clarté nouvelle.

QUERCUS TOZA, Bosc

Comme le Chêne Rouvre, le Chêne Tauzin est une espèce à feuille caduque, mais moins exigeante; on la trouve de préférence dans les contrées montagneuses du Nord du pays.

Fig. 22. — *Quercus toza*, Bosc
Métaphase dans une cellule du sommet végétatif de la racine. × 5000

Au point de vue caryologique, les différences avec *Q. Robur* sont très faibles. Tout au plus, peut-on observer une différence moins accentuée entre les chromosomes des types *B* et *C* et une légère supériorité de taille des chromosomes des types *G* et *H*, variations toutefois si subtiles qu'elles ne méritent pas d'être prises en considération.

Tableau VII

Quercus toza, Bosc		
Types de chromosomes	Longueur des branches μ	Longueur totale μ
A	1.7 + 1.7	3.4 ± 0.07
B	1.4 + 1.4	2.8 ± 0.04
C	1.8 + 0.9	2.7 ± 0.05
D	1.5 + 0.8	2.3 ± 0.06
E	1.1 + 1.1	2.2 ± 0.04
F	1.7 + 0.2	1.9 ± 0.05
G	0.95 + 0.95	1.9 ± 0.03
H	1.3 + 0.6	1.9 ± 0.04
I	0.85 + 0.85	1.7 ± 0.04
J	1.0 + 0.6	1.6 ± 0.06
L	1.3 + 0.2	1.5 ± 0.07
M	0.7 + 0.7	1.4 ± 0.03
Totale pour la garniture haploïde.		25.3 ± 0.17

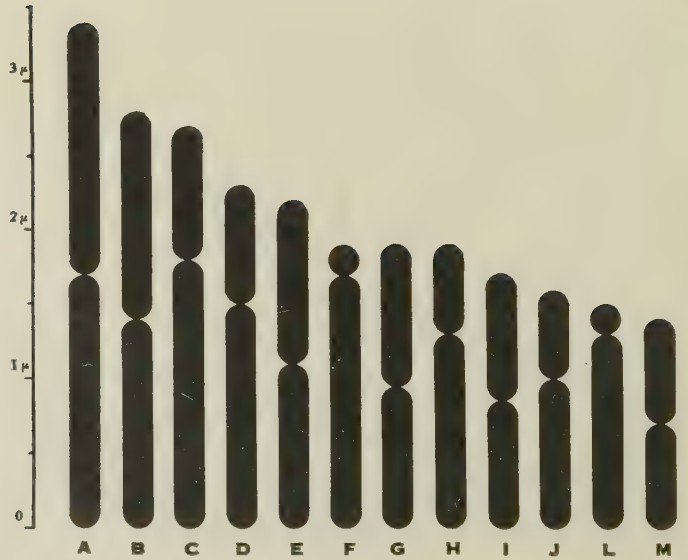


Fig. 23. — *Quercus toza*, Bosc

Représentation schématique de la garniture chromosomique haploïde

C'est dans *Q. toza* qu'il nous a été donné de voir, pour la première fois dans le genre *Quercus*, un cas de mixoploïdie, c'est-à-dire, de cellules renfermant un nombre de chromosomes différent du nombre diploïde normal. La microphotographie 6 de la planche II reproduit une cellule tétraploïde; cependant le phénomène est rare: il ne s'agit que de quelques cellules disséminées, ne formant jamais des groupes ou des sections tétraploïdes dans la racine.

QUERCUS ILEX × *SUBER*, P. Cout.

On a récemment (Natividade 1936) fait l'étude histologique des péridermes de cet hybride naturel, et l'on a vérifié que l'origine hybride se révèle dans la constitution du rhytidome. Les éléments structuraux rendent possible la détermination des parents et l'on peut donc faire histologiquement la preuve de l'hybridité.

Etant donné les difficultés que présente la fixation des radicelles d'arbres en plein champ, nous nous sommes bornés à étudier des semis issus de glands provenants de ces hybrides, et obtenus par pollinisation naturelle, en n'observant que les seuls semis dont la morphologie externe était de type intermédiaire.

L'uniformité caryotypique des deux espèces, aussi bien que la ressemblance déjà citée entre les idiogrammes d'espèces qui, par leur morphologie, diffèrent profondément, ne laissaient pas prévoir des conclusions intéressantes.

Sur le tableau VIII, et plus aisément encore sur le tableau X, on peut voir que, par leurs dimensions, les chromosomes de l'hybride *Ilex* × *Suber* se rapprochent beaucoup plus de ceux du Chêne-yeuse que de ceux du Chêne-liège. Les chromosomes du type *A* sont un peu plus petits; ceux des types *B*, *C* et *D* ont une longueur égale et tous les autres sont plus grands, mais si l'on tient compte de l'erreur quadratique moyenne, on ne peut accorder aucune signification à ces différences.

Les variations sont trop faibles pour qu'on puisse conclure que l'hybridation modifie la garniture chromosomique, en ne touchant que certains types de chromosomes

(amphyplastie différencielle de NAVACHINE, 1934). Une nouvelle circonstance nous engage à faire toute réserve sur la signification des différences trouvées: avec du matériel provenant de la région de Mora, on a étudié ultérieure-

Fig. 24. — *Quercus Ilex*×*Suber*, P. COUT.
Métaphase dans une cellule du sommet végétatif de la racine. × 5000

ment un sujet dont les chromosomes étaient 8 % environ plus longs que ceux du Chêne-yeuse, tout en conservant sensiblement les proportions relatives particulières à cette espèce.

Un détail mérite cependant d'être signalé, en ce qui concerne les satellites de la paire *F*. Tandis que dans le Chêne-yeuse et le Chêne-liège les segments se trouvent, règle générale, soudés au corps des chromosomes auxquels ils appartiennent et ne se détachent qu'exceptionnellement, dans l'hybride, au contraire, les deux satellites sont fréquemment reliés, au chromosome correspondant, par un long filament. Mais nous ne pouvons pas tirer de ce fait une conclusion sûre, attendu qu'il en est de même chez certaines espèces dont l'origine hybride n'est ni démontrée, ni même soupçonnée (*Q. fruticosa*, *Q. coccifera*, etc.).

Il en résulte donc (ce qui est bien fâcheux pour les travaux de sélection et d'amélioration du Chêne-liège), l'impossibilité, dans ces espèces, de faire la preuve cytologique de l'hybridité, preuve qui pourrait venir à l'appui des

Tableau VIII

Quercus Ilex × *Suber*, P. Cout.		
Types de chromosomes	Longueur des branches μ	Longueur totale μ
A	1.8 + 1.8	3.6 ± 0.09
B	1.4 + 1.4	2.8 ± 0.07
C	2.0 + 0.8	2.8 ± 0.06
D	1.6 + 0.8	2.4 ± 0.04
E	1.15 + 1.15	2.3 ± 0.05
F	1.8 + 0.2	2.0 ± 0.04
G	0.95 + 0.95	1.9 ± 0.04
H	1.3 + 0.6	1.9 ± 0.04
I	0.85 + 0.85	1.7 ± 0.06
J	1.2 + 0.5	1.7 ± 0.05
L	1.4 + 0.2	1.6 ± 0.06
M	0.8 + 0.8	1.6 ± 0.04
Totale pour la guarniture haploïde		26.3 ± 0.19

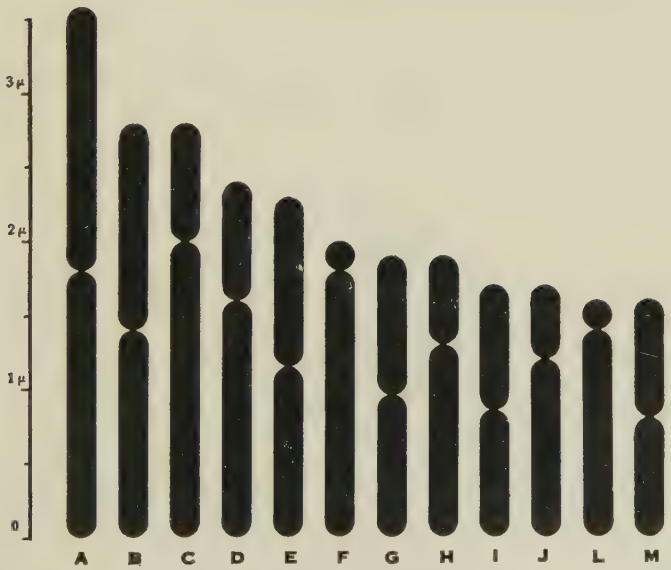


Fig. 25. — *Quercus Ilex* × *Suber*, P. Cout.
Représentation schématique de la garniture chromosomique haploïde

données fournies par l'étude de la morphologie externe. Si nous comparons les idiogrammes de l'hybride à ceux des autres espèces, on voit encore que, non seulement les mêmes types de chromosomes se répètent, mais encore que les dimensions n'offrent que des différences très faibles pour quelques-uns d'entre eux.

Nous avons également trouvé dans cet hybride quelques racines mixoploïdes, certaines sections étant formées par des cellules tétraploïdes, et d'autres comportant des nombres qu'il a été impossible de préciser, car les chromosomes se trouvaient très agglutinés. Il ne semble toutefois pas, comme on l'a déjà dit à propos de *Q. toza*, que la mixoploïdie soit fréquente. Trois à peine, parmi les nombreuses racines étudiées, ont été trouvées dans ce cas. Le nombre de chromosomes dans les cellules polyploïdes, étant très élevé, elles ne sont favorables ni au dessin, ni à la microphotographie. En tout cas, le contour des sections polyploïdes est difficile à délimiter, étant donné le petit nombre de figures de division que renferme chaque coupe microtomique.

QUERCUS CERRIS × SUBER

Du Jardin Botanique de Cambridge nous avons reçu quelques fruits et quelques petits échantillons de rhytidome

Fig. 26. — Quercus Cerris × Suber
Métaphase dans une cellule du sommet végétatif de la racine. × 5000

de deux formes de cet hybride: l'une plus proche du Chêne-liège, par son feuillage et par le revêtement du tronc,

Tableau IX

Quercus Cerris × *Suber*		
Types de chromosomes	Longueur des branches μ	Longueur totale μ
A	1.8 + 1.8	3.6 ± 0.10
B	1.4 + 1.4	2.8 ± 0.08
C	1.8 + 0.9	2.7 ± 0.09
D	1.6 + 0.8	2.4 ± 0.06
E	1.1 + 1.1	2.2 ± 0.07
F	1.8 + 0.2	2.0 ± 0.05
G	1.0 + 1.0	2.0 ± .004
H	1.3 + 0.6	1.9 ± 0.06
I	0.85 + 0.85	1.7 ± 0.05
J	1.2 + 0.5	1.7 ± 0.05
L	1.4 + 0.2	1.6 ± 0.03
M	0.75 + 0.75	1.5 ± 0.05
Totale pour la guarniture haploïde		26.1 ± 0.22

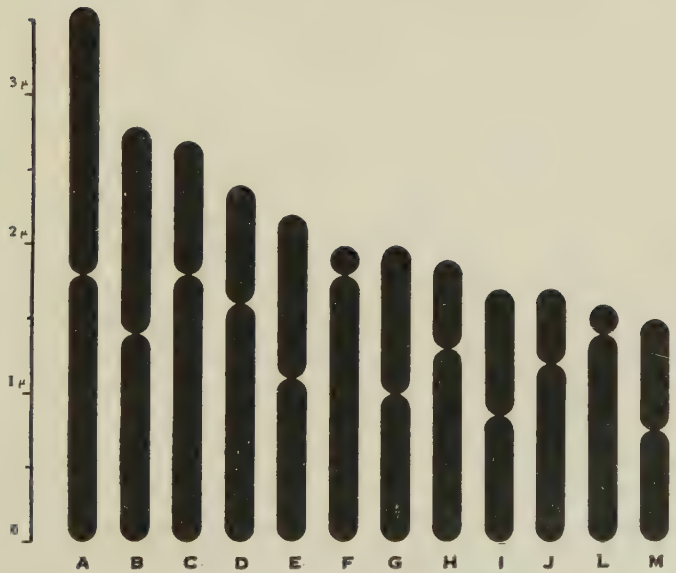


Fig. 27. — *Quercus Cerris* × *Suber*

Représentation schématique de la garniture chromosomique haploïde

l'autre plus semblable au chêne chevelu. Nous n'avons guère trouvé de différence notable entre les deux formes, au point de vue caryologique.

Les données numériques et l'idiogramme montrent que les chromosomes de cet hybride, sauf des écarts infimes, sont parfaitement comparables à ceux de *Q. Ilex* × *Suber*, ce qui nous dispense d'insister.

QUERCUS SESSILIFLORA, Salisb., *QUERCUS MONTANA*, Willd., et *QUERCUS COCCIFERA* × *ILEX*

Sur le matériel qui servit à l'étude des deux espèces et de l'hybride on a pu vérifier que, comme les précédentes, elles possèdent une garniture de 24 chromosomes. Cela vient ainsi confirmer les observations de Hoeg, en ce qui concerne *Q. sessiliflora*, et celles de Mrs. Sax sur *Q. montana*.

Le but que nous nous proposions, en étudiant cette dernière espèce et quelques autres qui n'appartiennent pas à la Flore de notre pays, n'a pas pu être atteint, en raison de l'emploi d'un fixateur différent qui n'a pas permis de comparer les résultats entre eux.

MÉIOSE

QUERCUS SUBER, L. et *QUERCUS LUSITANICA*, Lam.

Le matériel dont nous disposons ne convient aucunement à l'étude minutieuse de la prophase de la division méiotique des celulles-mères du pollen. C'est la raison pour laquelle nous nous sommes bornés aux observations de la diacinèse, de la métaphase et de l'anaphase; encore pendant ces phases de la division nucléaire, les chromosomes présentent une forme très condensée qui gêne l'examen et l'interprétation des détails les plus délicats de la structure. *Q. Suber* et *Q. Lusitanica* ont, pendant la méiose, un comportement identique; on les a donc étudiés ensemble pour se garder des répétitions inutiles. Dans le Chêne-liège

Fig. 28. — *Quercus Suber*, L.
Diacinèse dans les cellules-mères du pollen. × 5000

Fig. 29

Fig. 30

Fig. 31

Fig. 32

Fig. 29 à 32. — *Quercus Suber*, L. (diverses formes de la var. *genuina*). Métaphase I dans les cellules-mères du pollen. × 5000

les observations se bornent à la variété *genuina*, parce que tous les exemplaires des var. *subcrinita* et *occidentalis* dont nous disposions ne produisent que des fleurs mâles stériles. Ce phénomène est fréquent parmi les Chêne-lièges, comme

nous avons eu l'ocasion de le signaler dans des ouvrages précédents (Natividade, 1934, 1936). Quant au Chêne portugais, on a étudié seulement la variété *baetica*, Webb.

Pendant la prédiacinèse l'on observe fréquemment 12 bivalents, disposés de préférence à la périphérie du noyau,

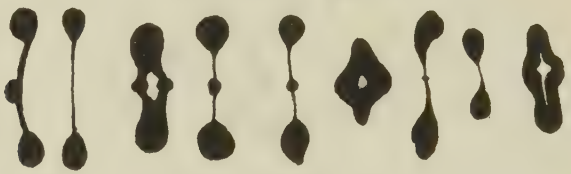


Fig. 33. — *Quercus Suber*, L.
Configuration de quelques bivalents en vues de profil de la métaphase I. × 6500

Fig. 34. — *Quercus Suber*, L.
Métaphase II. Quelques associations secondaires subsistent encore. × 5000

ce qui rend leur analyse assez difficile. Dans les états suivants de la diacinèse on vérifie que, pour chaque bivalent, les chromosomes se trouvent associés par un ou deux chiasmata; en général un seul chiasma pour les bivalents

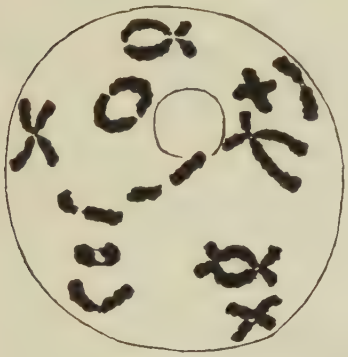


Fig. 35

Fig. 36

Fig. 35 et 36. — *Quercus lusitanica*, LAM.
Diacinèse dans les cellules-mères du pollen. × 5000

Fig. 37

Fig. 38

Fig. 37 et 38. — *Q. lusitanica*, LAM.
Métaphase I dans les cellules-mères du pollen. × 5000

plus petits, et un ou deux chiasmata pour les plus grands, fig. 28, 35 et 36. Les bivalents se montrent assez separés pendant la diacinèse, sans qu'on ait décelé, entre quelques-uns d'entre eux, l'affinité ou l'homologie qui donnera lieu aux associations secondaires, si fréquentes dans la métaphase, et si caractéristiques dans les espèces étudiées.

Dans les vues polaires de la métaphase I, pour l'une

ou l'autre espèce, on peut compter 12 bivalents de grandeur assez inégale, fig. 29 à 32, 37 et 38 et microphotographies 3 à 6 de la planche III. Parmi eux, cinq sont nettement plus grands et correspondent évidemment aux cinq premiers

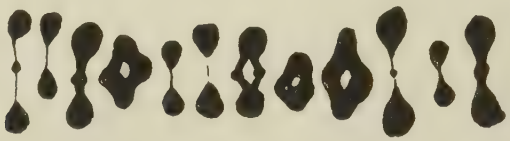


Fig. 39. — *Q. lusitanica*, LAM.
Vue de profil de la métaphase I. Les chromosomes ont été déssinés séparément. × 5000

Fig. 40. — *Q. lusitanica*, LAM.
Anaphase I. × 5000

types de chromosomes somatiques décrits (types *A* à *E*). Mais il n'est pas possible de les individualiser, sauf pour le type *A*, caractérisé dans la plupart des cas par ses très grandes dimensions. Les 7 autres bivalents ne peuvent pas non plus être nettement séparés, car les différences de grandeur sont trop faibles.

Le caractère le plus saillant des vues polaires de la première métaphase est, sans doute, la fréquence des associations secondaires, c'est à dire des appariements de quelques bivalents, dont la relation avec la théorie de l'appariement secondaire (DARLINGTON, 1930, 1932, LAWRENCE, 1931) sera examinée plus loin. Ces sortes d'associations sont plus remarquables entre les bivalents de plus forte taille, et

rarement nettes entre ceux de dimensions plus petites. L'association la plus complète, constituée par 6 groupes de deux bivalents, qui corroborerait l'hypothèse de la réduplication que nous allons développer plus loin, n'a pu être

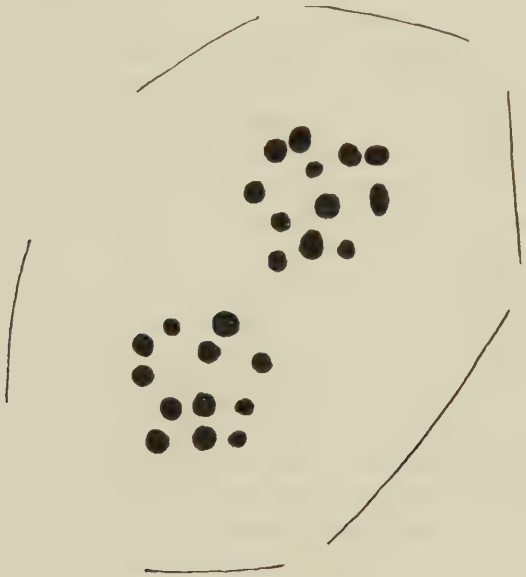


Fig. 41. — *Q. lusitanica*, LAM.
Métaphase II. × 5000

observée que sur un matériel dont la fixation n'était pas satisfaisante, et nous ne pouvons pas lui accorder une signification nette. Fréquemment, quelques-unes de ces associations subsistent pendant la métaphase II, fig. 34 et 41.

Les variations dans le nombre de chromosomes trouvé par les différents chercheurs chez quelques espèces du genre *Quercus*, pendant la métaphase des cellules-mères du pollen, sont donc bien compréhensibles, car l'association est parfois si intime (ce qu'une fixation peu satisfaisante exagère encore) qu'il est facile de prendre quelques-uns des groupes de deux, pour de simples bivalents, d'autant plus qu'entre les bivalents les différences de taille sont accentuées.

Il est très difficile de procéder à l'analyse complète des vues de profil. Les chromosomes se montrent condensés et

superposés dans le champ visuel. C'est seulement dans des cas exceptionellement favorables qu'il a été possible d'interpréter toutes les configurations d'un noyau, fig. 39. L'existence de chiasma est rare pendant la métaphase, ce qui contribue assurément à simplifier l'anaphase et à faciliter une séparation régulière.

Dans les fixations d'anaphases les mieux réussies, il est possible d'identifier les cinq premiers types de chromosomes, grâce à leurs différences de taille, fig. 40. La division est tout a fait régulière. Dans la première anaphase, il ne nous a été donné de vérifier que deux cas où l'un des chromosomes était attardé sur l'équateur.

DISCUSSION

L'étude montre qu'entre les espèces, variétés et formes du genre *Quercus* qui ont été l'objet de recherches, il y a une uniformité caryologique absolue. Les idiogrammes sont morphologiquement semblables, c'est-à-dire, que toutes les espèces présentent les mêmes types de chromosomes. Les différences de dimension sont toujours faibles et n'ont, le plus souvent, aucune signification. Les grandeurs relatives de quelques-uns des chromosomes sont cependant différentes chez quelques espèces; le comportement des satellites présente de grandes divergences; toutefois les différences ne sont pas assez frappantes pour permettre de conclure, avec certitude, qu'elles expriment des modifications subies pendant le processus de l'évolution, ni même pour former des groupements d'espèces caryologiquement différentes.

Il faut reconnaître que nos méthodes d'investigation ne permettent pas encore de distinguer nettement des chromosomes qui, tout en appartenant à un même type, ne diffèrent entre eux que par une légère variation de longueur. C'est pourquoi nous ne pouvons pas nous appuyer, en toute confiance, sur les différences trouvées, pour établir une distinction réelle entre les espèces, et nous craignons,

comme il est naturel, d'attribuer à de si petites divergences une valeur qui peut ne pas être toujours réelle.

On a attiré l'attention, à propos de chacune des espèces, sur les analogies et les dissemblances les plus frappantes, et il serait inutile d'y revenir. Nous nous bornons à grouper dans le tableau X les données caryométriques que nous avons obtenues pour les différentes espèces et hybrides, de manière à faciliter l'étude comparative.

Il reste à interpréter, au point de vue taxonomique et phylogénétique, les observations faites. Compte tenu des différences entre les caractères morphologiques externes de quelques-unes des espèces étudiées, et sans même revenir sur l'intense polymorphisme propre à beaucoup de ces espèces, il est évident — au vu des idiogrammes — que l'étude caryologique n'éclaire guère les problèmes taxonomiques. En vérité, les altérations structurales des chromosomes — si elles interviennent effectivement dans la différenciation des espèces du genre *Quercus* — ne peuvent, pour le moment, être cytologiquement démontrées avec rigueur. On voit aussi que les différences taxonomiques ne s'accordent pas avec celles des idiogrammes, et que, fréquemment, à une quasi identité caryométrique correspondent plutôt des différences phénotypiques profondes.

Autre conclusion importante: les relations caryologiques entre les espèces étudiées sont d'ordre beaucoup plus intime que la simple uniformité du nombre de chromosomes ne le faisait prévoir. L'identité caryotypique — bien établie dans ce cas — conduit à supposer une origine phylogénétique commune (Babcock et Navachine, 1930). Cette hypothèse permet de mieux comprendre les ressemblances souvent observées entre les espèces, la facilité et la fréquence de l'hybridation et la grande fertilité des hybrides.

En ce qui concerne les procédés évolutifs suivant lesquelles les espèces ont poursuivi leur différenciation morphologique, on n'a pas été à même de constater des cas de polyploïdie, de translocation, de fusion des chromosomes, ni des modifications notables de forme ou de dimension, ni même toute autre anomalie cytologique. Les principales causes de variation — et par conséquent les

Tableau X

Types de chromosomes	Longueur totale des chromosomes (μ)								
	Quercus Suber, L.	*Quercus Ilex*, L.	*Quercus lusitanica*, LAM.	*Quercus fruticosa*, BROT.	*Quercus coccifera*, L.	*Quercus Robur*, L.	*Quercus toza*, BOSC	*Quercus Ilex × Suber* P. COUT.	*Quercus Cerris × × Suber*
A	3.2 ± 0.16	3.8 ± 0.10	3.3 ± 0.11	3.6 ± 0.08	3.4 ± 0.09	3.4 ± 0.12	3.4 ± 0.07	3.6 ± 0.09	3.6 ± 0.10
B	2.4 ± 0.09	2.8 ± 0.03	2.6 ± 0.06	2.7 ± 0.07	2.8 ± 0.08	2.7 ± 0.05	2.8 ± 0.04	2.8 ± 0.07	2.8 ± 0.08
C	2.4 ± 0.11	2.8 ± 0.05	2.6 ± 0.08	2.7 ± 0.05	2.55 ± 0.04	2.5 ± 0.06	2.7 ± 0.05	2.8 ± 0.06	2.7 ± 0.09
D	2.2 ± 0.08	2.4 ± 0.03	2.2 ± 0.05	2.45 ± 0.02	2.35 ± 0.03	2.3 ± 0.04	2.3 ± 0.06	2.4 ± 0.04	2.4 ± 0.06
E	2.1 ± 0.06	2.2 ± 0.08	2.1 ± 0.07	2.3 ± 0.03	2.2 ± 0.04	2.2 ± 0.04	2.2 ± 0.04	2.3 ± 0.05	2.2 ± 0.07
F	1.8 ± 0.04	1.9 ± 0.08	1.8 ± 0.04	1.95 ± 0.04	1.95 ± 0.06	1.9 ± 0.03	1.9 ± 0.05	2.0 ± 0.04	2.0 ± 0.05
G	1.8 ± 0.06	1.8 ± 0.04	1.8 ± 0.03	1.9 ± 0.04	1.9 ± 0.06	1.8 ± 0.04	1.9 ± 0.03	1.9 ± 0.04	2.0 ± 0.04
H	1.75 ± 0.04	1.8 ± 0.03	1.7 ± 0.04	1.9 ± 0.04	1.9 ± 0.04	1.8 ± 0.05	1.9 ± 0.04	1.9 ± 0.04	1.9 ± 0.06
I	1.6 ± 0.08	1.6 ± 0.03	1.6 ± 0.04	1.7 ± 0.03	1.7 ± 0.06	1.7 ± 0.05	1.7 ± 0.04	1.7 ± 0.06	1.7 ± 0.05
J	1.6 ± 0.04	1.6 ± 0.04	1.55 ± 0.05	1.7 ± 0.04	1.7 ± 0.05	1.6 ± 0.04	1.6 ± 0.06	1.7 ± 0.05	1.7 ± 0.05
L	1.5 ± 0.04	1.5 ± 0.03	1.5 ± 0.03	1.5 ± 0.02	1.6 ± 0.03	1.5 ± 0.03	1.5 ± 0.07	1.6 ± 0.06	1.6 ± 0.03
M	1.4 ± 0.06	1.5 ± 0.04	1.4 ± 0.04	1.4 ± 0.03	1.5 ± 0.04	1.4 ± 0.04	1.4 ± 0.03	1.6 ± 0.04	1.5 ± 0.05
Totale pour guarnitude haploïde.	23.75 ± 0.28	25.70 ± 0.19	24.15 ± 0.20	25.80 ± 0.15	25.55 ± 0.19	24.80 ± 0.19	25.30 ± 0.17	26.30 ± 0.19	26.10 ± 0.22

principaux processus évolutifs dans le genre — semblent être dues aux mutations factorielles et à l'hybridation. Celle-ci est, tout au moins, comme on le verra, l'origine du polymorphisme marqué de quelques espèces et de l'instabilité caractéristique des formes botaniques.

Il résulte de l'étude que nous venons de faire que l'affinité entre les chromosomes des différentes espèces, qui rend possible l'hybridation, tout en donnant naissance à des hybrides fertiles, est, chez les quercinées dont nous nous occupons, bien exprimée par l'identité caryotypique, qui, à elle seule, faisait supposer une grande analogie. Sans nier le rôle que les mutations factorielles peuvent avoir joué dans la différenciation des variétés et des formes, comme il a eu lieu, assurément, au cours de la différenciation des espèces, c'est toutefois l'hybridation qui a contribué, de la manière la plus considérable, à la création de nouvelles formes et, par conséquence, à l'évolution du genre.

Le rôle de cette remarquable cause de variation nous semble tout à fait saisissant et, si nous y insistons, c'est que ses conséquences ont, quelquefois, une portée toute spéciale.

La «Flore du Portugal» cite beaucoup d'hybrides naturels: *Q. lusitanica* × *Robur*, *Q. lusitanica* × *toza*, *Q. Ilex* × × *Suber*, *Q. Robur* × *toza*, *Q. coccifera* × *Ilex*. D'autres auteurs (Rehder, Warburg, etc.) en mentionnent plusieurs autres; nous nous bornons, pour notre part, à indiquer ceux qui proviennent de quelques-unes des espèces qui nous sont plus familières: *Q. Ilex* × *Robur*, *Q. Ilex* × *sessiliflora*, *Q. Cerris* × *Suber*, *Q. Robur* × *sessiliflora*, *Q. castaneaefolia* × *Suber*, etc., etc.

La fertilité des hybrides et l'allogamie caractéristique du genre permettent d'expliquer qu'à la suite d'innombrables générations croisées, les formes on pu se multiplier à l'infini et qu'il est possible de trouver toutes les gradations ou les termes intermèdiaires entre les deux parents iniciaux. Il en est de même du croisement entre formes résultant de mutations factorielles.

Sans doute, le cas le plus intéressant pour nous, à cause des conséquences pratiques qui en résultent, est celui

de l'hybride *Q. Ilex* × *Suber*, P. Cout., qui, quoique rare, se trouve disséminé çà et là dans les forêts de Chêne-liège et de Chêne-yeuse, et qui, par son inévitable croisement, aux différents degrés, avec le Chêne-liège, entraîne la dégradation du liège (Natividade, 1936). Un cas pareil existe, au Nord de l'Afrique, dans les contrées où le Chêne-liège vit au voisinage du *Q. Castaneaefolia*, C. A. Mey (*Q. afares*, Pomel.) dont les hybrides, décrits par Trabut, montrent une très grande diversité, et sont beaucoup plus fréquents que notre *Q. Ilex* × *Suber* (1).

Dans la descendance de l'hybride *Q. Cerris* × *Suber*, nous avons trouvé, pour les caractères des feuilles, tous les termes de transition entre les ancêtres, et il en est de même, selon Rehder, pour la structure de l'écorce. L'hybride *Q. lusitanica* × *Robur* est fréquent dans les peuplements du Chêne portugais. En Forêt Domaniale de «Vimeiro» (Alcobaça), où le *Q. lusitanica* forme un peuplement important, on peut trouver toutes les gradations entre le Rouvre et le lusitanica, quoique, dans cette forêt, les exemplaires de Rouvre soient aujourd'hui extrèmement rares. On pourrait citer beaucoup d'autres exemples analogues sur le degré de dissémination des hybrides ou des produits résultants d'une hybridation plus ou moins reculée. Pour quelques espèces, l'instabilité des formes botaniques, qui ne peuvent être mantenues par la propagation sexuée, démontre, d'une manière éloquente, leur intense hétérozygocité.

Quant à l'hypothèse selon laquelle quelques-unes des espèces actuelles seraient le résultat d'une hybridation interspécifique, quoique vraisemblable, elle ne peut être

---

(1) Étant donné le grand intérêt que, à propos de l'hybride *Q. castaneaefolia* × *Suber*, présente la remarque qui suit, extraite des conférences inédites sur «Le Chêne-liège et le liège en Algérie» (1936) par Mr. L. Saccardy, Inspecteur des Eaux et Forêts, nous nous permettons, tout en la publiant, d'appeler l'attention sur ce point: «L'étroite affinité du Chêne-liège et de l'afarès, déjà bien marquée par l'abondance et surtout la fertilité de leurs hybrides est encore attestée par l'identité des galles (zoocécidies) rencontrées jusqu'ici sur ces deux espèces et sur leurs hybrides. Concordance remarquable puisque les galles des chênes, surtout celles des Cynipides, sont très souvent exclusives à l'espèce qui les porte».

démontrée que par des recherches génétiques — nécessairement longues, étant donné le lent développement et la tardive fructification des espèces de ce genre — parceque l'origine hybride, comme nous l'avons vue, n'est pas, sur ce matériel, cytologiquement démontrable.

Bien que Schwarz (1936) considère que les hybrides entre les différents sousgenres sont très rares (nos observations sur la descendance de l'hybride *Q. Ilex* × *Suber* ont permis l'identification indiscutable des progeniteurs), il est aussi de l'avis que l'hybridation a joué un grand rôle dans la création de nouvelles formes, et qu'elle est une des causes qui rendent parfois difficiles, non seulement la délimitation des espèces, mais encore des sections. Parmi les espèces d'origine hybride probable, l'auteur cite, à titre d'exemple, les *Q. pubescens, mannifera* et *longifolia.*

LE NOMBRE BASIQUE DANS LE GENRE QUERCUS

Toutes les espèces appartenant aux genres voisins, *Fagus, Castanea* et *Quercus,* qui ont été, jusqu'à présent, l'objet de recherches, possèdent 24 chromosomes, nombre qui est commun à d'autres espèces forestières, notamment chez les Gymnospermes (Genres *Pinus, Taxus, Cryptomeria* et *Thuya,* etc.), exception faite des Gnétacées. Pour ce qui est du genre *Taxus,* Dark (1932), qui a étudié plusieurs espèces, estime que le nombre fondamental est 12. Quant aux Fagacées, une uniformité pareille porte à croire, au moins à première vue, qu'elles possèdent ce même nombre. Cependant, Miss Hellen Aufderheide (1931), s'appuyant sur ses recherches chez *Quercus virginiana* et sur celles de Friesner (1930), envisage le nombre fondamental comme étant 6 dans ce genre, et suggère que la phylogénie des Fagacées actuelles a pu débuter dans une forme ancestrale à 6 chromosomes. Mais l'unique argument que l'auteur présente à l'appui de cette hypothèse — existence d'espèces de *Quercus* à garniture diploïde de 12 chromosomes — ne peut pas être pris en considération, étant donné qu'il s'appuie sur une interprétation inexacte.

Lawrence (1931) sur le tableau 2, où il résume les cas

d'associations secondaires de chromosomes relatifs aux dessins de plusieurs auteurs, désigne par 7, en face des dessins de JARETZKY (1930), le nombre fondamental du genre Chêne, et considère comme tétraploïdes les espèces qui montrent 24 chromosomes. C'est toutefois la seule allusion que l'auteur fait à ce genre, et nous hésitons sur le point de savoir si vraiment c'est bien son opinion — parce que 7 est aussi le nombre fondamental probable d'autres genres du même Ordre — ou s'il s'agit d'une erreur typographique, attendu qu'il ne fait aucune allusion aux genres *Castanea* et *Fagus*, beaucoup plus proches des *Quercus*, et qu'il n'explique même pas, sur la colonne réservée aux remarques, le processus selon lequel les formes tétraploïdes à 24 chromosomes tirent leur origine du nombre fondamental 7.

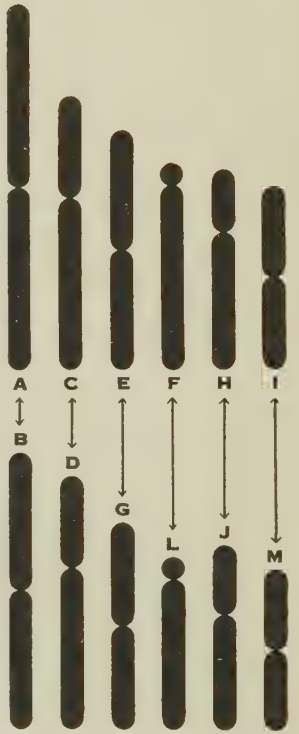


Fig. 42. — Représentation schématique des six types fondamentaux de chromosomes qui composent la guarniture haploïde des Chênes

Si, toutefois d'une part, l'uniformité numérique, jusqu'à présent vérifiée dans les quercinées, ne confirme pas l'hypothèse d'après laquelle les espèces actuelles sont issues de formes à plus petit nombre de chromosomes, par contre, deux nouvelles sortes d'arguments semblent l'appuyer et lui donner consistance.

En effet, il ressort des idiogrammes des espèces étudiées que, dans la garniture haploïde, il y a répétition de chaque type de chromosomes et par conséquent possibilité, au point de vue morphologique, de partage en deux groupes symétriques. La chose apparaît mieux sur la figure 42 où les traits relient les chromosomes que l'on suppose en rapport.

Il y a, comme on le voit, identité morphologique absolue entre les chromosomes des deux groupes, ce qui prête un singulier appui à l'hypothèse de la duplication du nombre de chromosomes et tend à faire supposer que les espèces actuelles sont des tetraploïdes d'origine lointaine, qui se conduisent maintenant à la manière des diploïdes. Les différences de longueur des chromosomes de même type: A-B, C-D, E-G, etc., et tout particulièrement leur comportement pendant la méiose, ne sont pas en faveur de l'hypothèse de l'autotetraploïdie, mais plutôt de celle selon laquelle les espèces présentes tirent leur origine de l'hybridation de deux formes ancestrales ayant 6 comme nombre fondamental, suivie de la duplication des chromosomes (espèces allotétraploïdes).

La double constitution du génome haploïde acquiert encore une grande importance vis-à-vis de la fréquence des associations secondaires de bivalents pendant les métaphases des divisions meiotiques des cellules-mères du pollen qui révèlent, en accord avec la théorie de l'appareillement secondaire (Darlington 1928, 1932, Lawrence 1931, Meurman 1933, Nandi 1936) une certaine similitude ou une affinité lointaine entre les bivalents associés, ce qui ne se produit pas chez les espèces diploïdes typiques où la différenciation des chromosomes est parfaite. Dans les variétés portugaises de *Pirus malus et P. communis* (Natividade, 1932, 1935) nous avons trouvé des associations de même type qui, dans une certaine mesure, corroborent l'hypothèse de la polyploïdie secondaire dans ce genre (Darlington et Moffett, 1930, Moffett, 1931, 1935).

La nature toute secondaire des associations est mise en évidence par l'étude de la diacinèse où l'on n'a guère trouvé des associations multivalentes. Dans la métaphase il est possible de voir que les chromosomes associés sont de taille presque égale et présentent une configuration identique.

Les associations secondaires de bivalents ne se montrent pas seulement dans le matériel qui a servi à cette étude *(Q. Suber* et *Q. lusitanica)*, elle est visible aussi sur les dessins de Jaretzky (1930) — fig. 3 et 4, *Q. Pontica*, K. Koch., fig. 5, *Q. Robur*, L. fig. 7, *Q. Sessilis* Ehrh, — et avec une

netteté d'autant plus marquée que ces dessins représentent des métaphases de la 2.me division.

Le fait que l'on n'a pas pu observer, parmi nos fixations les mieux réussies, un nombre de bivalents supérieur à deux dans chaque groupe, ainsi que la constitution morphologique elle-même de la garniture haploïde, nous mènent à considérer la polyploïdie secondaire comme très peu vraisemblable.

Les fig. 29-32 et 37-38 et les microphotographies 3 à 6 de la planche III montrent quelques types d'associations chez le Chêne-liège et le Chêne portugais. La plus nombreuse association prévue, formée par 6 groupes de deux bivalents — qui appuyerait singulièrement l'hypothèse de la réduplication — est exceptionelle et nous ne l'avons trouvée que dans du matériel dont la fixation ne nous semble pas parfaite. Ce sont les bivalents les plus petits qui s'associent le plus rarement. Sans préjudice de l'hypothèse énoncée, on peut néanmoins admettre que cette affinité incompléte est peut-être due à la différenciation plus poussée de quelques-uns des chromosomes. En définitive, l'identité caryotypique des espèces étudiées, qui tend à démontrer une origine phylogenétique commune, peut être un argument de plus en faveur de l'hypothèse de l'hybridation de deux formes ancéstrales, vraisemblablement éteintes, ayant 6 comme nombre fondamental, suivie de la duplication du nombre des chromosomes, d'où proviennent les formes allotétraploïdes actuelles.

L'hypothèse est assez séduisante mais il faut cependant chercher à mieux l'étayer par l'étude minutieuse d'un plus grand nombre d'espèces appartenant à ce genre et aux genres voisins, attendu que, en ce qui concerne les quercinées, on n'a fait des recherches sur les chromosomes que chez un nombre restreint d'espèces connues.

RÉSUMÉ

1. Les recherches effectuées sur les espèces suivantes du genre *Quercus: Q. Suber*, L., *Q. lusitanica*, Lam., *Q. Ilex*, L. *Q. fruticosa*, Brot., *Q. coccifera*, L., *Q. Robur*, L.,

Q. toza, Bosc, ainsi que sur quelques-unes de leurs variétés et formes botaniques et sur les hybrides *Q. Ilex* × *Suber* et *Q. Cerris* × *Suber*, ont montré, non seulement la constance du nombre des chromosomes ($2n = 24$), mais encore la similitude des idiogrammes.

2. Les chromosomes somatiques des espèces étudiées présentent 12 types, caractérisés par leur longueur totale et par la position des constrictions cinétiques. On reconnaît deux paires de chromosomes céphalobrachiaux. Dans la plus grande paire le petit segment correspond à la région nucléogénique et se transforme parfois en un satellite dont le comportement est très variable. On suggère une interprétation de ce polymorphisme.

3. On présente les données caryométriques pour différentes espèces. Les variations de longueur des chromosomes d'une espèce à l'autre, aussi bien que les différences dans les dimensions relatives de quelques-uns d'entre eux, n'ont pas, le plus souvent, de signification au point de vue de l'analyse statistique. Les écarts que l'on a pu enregistrer sont, en général, trop faibles pour autoriser à conclure qu'ils traduisent des modifications subies pendant le processus évolutif, et pour permettre une distinction nette entre les espèces au point de vue caryologique.

4. L' étude de la morphologie des chromosomes somatiques des hybrides *Q. Ilex* × *Suber* et *Q. Cerris* × *Suber* a montré la similitude caryotypique avec les ancêtres (sauf *Q. Cerris*, qu'on n'a pas étudié). Les différences de longueur des chromosomes ne permettent pas, à elles seules, une démonstration cytologique de l'hybridation.

5. Les divisions méiotiques des cellules-mères du pollen, chez les espèces *Q. Suber*, L. et *Q. lusitanica* Lam., suivent une règle uniforme. Pendant la diacinèse on voit 12 bivalents, associés par un ou deux chiasmata, en général un seul chiasma dans les chromosomes de taille plus petite et un ou, plus souvent, deux chiasmata dans les plus grands.

Chez les deux espèces observées, les associations secondaires de bivalents sont fréquentes pendant la métaphase I et persistent quelquefois dans la métaphase II.

6. On a essayée de faire l'interprétation, aux points de vue taxonomique et phylogénétique, des observations realisées. En ce qui concerne le premier, on a pu vérifier que les différences taxonomiques n'entraînent pas des variations correlatives dans les idiogrammes; au contraire, à une quasi identité caryométrique correspondent fréquemment des différences marquées des caractères morphologiques externes. Avec ce matériel, l'étude caryologique n'apporte pas de lumière aux problèmes taxonomiques.

7. De l'identité caryotypique des espèces étudiées on déduit que leurs relations sont d'un ordre beaucoup plus intime que la simple uniformité numérique ne le laisserait supposer. Il semble que cette identité soit liée à une origine phylogénétique commune. Les faibles différences spécifiques, la facilité d'hybridation et la fertilité des hybrides, corroborent cette hypothèse.

8. En ce qui concerne les processus évolutifs qui ont donné naissance aux espèces actuelles, l'étude entreprise tend à démontrer que ce sont les mutations factorielles et l'hybridation qui ont agi le plus fortement au cours du développement phylogénétique. On discute le rôle que l'hybridation a joué dans le polymorphisme de quelques-unes des espèces examinées.

9. La possibilité de séparer la garniture haploïde en deux groupes morphologiquement identiques, et la fréquence des associations secondaires pendant les métaphases des divisions méiotiques, semblent venir en faveur de l'hypothèse d'un nombre fondamental inférieur (6) dans le genre *Quercus*.

L'étude cytologique nous conduit à supposer que les espèces actuelles du genre *Quercus*, qui se présentent comme diploïdes, sont probablement allotétraploïdes. Autrement dit, elles résulteraient de l'hybridation de deux formes ancestrales, vraisemblabement éteintes, à $n = 6$, suivie de la duplication des chromosomes.

La ségrégation génétique complexe des allotétraploïdes expliquerait en grande partie la surprenante extension du genre.

10 Bien que cette hypothèse paraît seduisante, il est nécessaire de se procurer une documentation plus vaste par l'étude minutieuse d'un plus grand nombre d'espèces appartenant au genre *Quercus* et aux genres voisins.

BIBLIOGRAPHIE

AUFDERHEIDE, H. 1931. Chromosome Numbers in *Fagus grandifolia* and *Quercus virginiana*. *Butler Univ. Botan. Stud.* **2.** 45-52.

BABCOCK. E. B. and NAVASHIN, M. 1930. The Genus *Crepis*. *Bibliog. Genet.* **6.** 1-90.

CAMARA, A. S. 1934. Um estudo Citológico do *Triticum monococum*, L. *Sep. An. I. S. Agron.* **6.** 5-27.

—— 1935 Contribuição ao Estudo do Nucléolo. *Sep. Rev. Agron.* **23-3.** 3-16.

COSENS, A. 1912. A Contribution to the Morphology and Biology of Insect Galls. *Trans. Canad. Inst.* **9.** 297-381.

DARK, S. O. S. 1932. Chromosomes of *Taxus*, *Sequoia*, *Cryptomeria* and *Thuya*. *Ann. of Bot.* **46,** *184.* 965-977.

DARLINGTON, C. D. 1932. *Recent Advances in Cytology*. (J. & A. Churchill, London).

DARLINGTON, C. D. and MOFFETT, A. A. 1930. Primary and Secondary Chromosome Balance in *Pyrus*. *Sep. Journ. Genet.* **22-2.** 129-149.

DE ZEEUW, J. 1936. Recherches sur les Noyaux Euchromocentriques et leur Division *(Lupinus Luteus et L. hirsutus)*. *La Cellule.* **44-3.** 389-410.

FERNANDES, A. 1935. Les Satellites chez *Narcissus reflexus*, Brot. et *N. triandrus*, L. I — Les Satellites des Métaphases Somatiques. *Sep. Bol. Soc. Brot.* **10-2ª** *Sér. 5-33.*

—— 1936. Les Satellites chez les Narcisses. II — Les Satellites pendant la Mitose. *Sep. Bol. Soc. Brot.* **11-2ª** *Sér.* 87-142.

FRIESNER, R. 1930. Chromosome Numbers in Ten Species of *Quercus*, with some Remarks on the Contributions of Cytology to Taxonomy. *Butler Univ. Bot. Stud.* **1-6-7.** 77-103.

GHIMPU, V. 1929. Sur les Chromosomes de quelques Chênes. *Rev. Bot. Appl. Agric. Trop.* **91.** 176-179.

—— 1930. Recherches Cytologiques sur les Genres *Hordeum*, *Acacia*, *Medicago*, *Vitis* et *Quercus*. *Arch. Anat. Micr.* **26.** 135-249.

HASEGAWA, N. 1932. Comparison of Chromosomes Types in *Disporum*. *Cytologia* **3**, 350-368.

HEITZ, E. 1931. Nukleolen und Chromosomen in der Gattung *Viccia*. *Planta*, **15**. 495-505.

HOEG, E. 1929. On Mellemformerne mellen *Quercus Robur*, L. og *Q. sessiliflora*, Martyn. *Ebenda*. **40**. 411-427.

JARETZKY, R. 1930. Zur Zytologie der Fagales. *Planta* **10**-*1*. 120-137.

KAGAWA, F. 1927. Cytological Studies on *Triticum* and *Aegilops*. I Size and Shape of Somatic Chromosomes. *La Cellule*, **37**. 231-822.

—— 1929. A Study on the Phylogenie of some Species in *Triticum* and *Aegilops* based upon the Comparison of Chromosomes. *Journ. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokio*. **10**. 172-223.

LA COUR, L. 1931. Improvements in Everyday Technique in Plant Cytology. *Journ. R. Micr. Soc.* **51**. 119-126.

LAWRENCE, W. J. C. 1931. The Secondary Association of Chromosomes. *Cytologia*. **2**, *4*. 352-384.

LEWITSKY, G. A. 1931. The Morphology of the Chromosomes. *Bull. App. Botan. Gen. Plant Breed.* **27**-*1*. 103-169.

—— 1931. The «Karyotype» in Systematics. Ibid. 220-237.

MAZUMDAR, G. P. and DATTA, R. M. 1935. The Role of the Nucleolus in the Formation of Spireme in the Pollen-Mother Cells of *Hibiscus mutabilis*, Linn. *Cytologia*, **6**, *2-3*. 320-328.

McCLINTOCK, B. 1934. The Relation of a Particular Chromosomal Element to the Development of the Nucleoli in *Zea Mays*. *Zeits. Zellforsch. u. Mik. Anat.* **21**. 294-328.

MEURMAN, O. 1933. Chromosome Morphology, Somatic Doubling and Secondary Association in *Acer Platanoides*, L. *Hereditas*, **18**, *1-2*. 145-170.

MOFFETT, A. A. 1931. The Chromosome Constitution of the Pomoideae. *Proc. R. Hort. Soc.* **108**. 423-446.

—— 1934. Cytological Studies in Cultivated Pears. *Genetica*. **15**. 511-517.

NANDI, H. K. 1936. The Chromosome Morphology, Secondary Association and Origin of Cultivated Rice. — *Journ. Genetics* **33**-*2*: 315-335.

NATIVIDADE, J. V. 1932. *A Improdutividade em Pomologia*. Alcobaça.

—— 1934. Cortiças — Contribuição para o Estudo do Melhoramento da Qualidade. *Public. Dir. G. S. Flor.* **I**, *1*.

—— 1935 Investigações Citológicas em Variedades Culturais de Pereiras. Sep. *Bol. Soc. Brot.* **10**, 2.ª Sér.

—— 1936. Estudo Histológico das Peridermes do Híbrido *Quercus Ilex* × *Suber*, P. COUT., Sep. *Public. Dir. G. S. Flor.* **3**, *1*.

NAVASHIN, M. 1934. Chromosome Alterations Caused by Hybridization and their Bearing upon Certain General Genetic Problems. *Cytologia* **5**, *2*. 169-203.

PELLETIER, 1935. Recherches Cytologiques sur l'*Aesculus Hippocastanum*, L. *Le Botan.* **27**. 287.

PEREIRA COUTINHO, A. X. 1888. Os Quercus de Portugal. Sep. *Bol. Soc. Brot.* **6.** 5-76.

—— 1936. Esbôço de uma Flora Lenhosa Portuguesa. *Public. Dir. G. S. Flor.* **3**-*1*. 62-75.

REHDER, A. 1937. *Manual of Cultivated Trees and Shrubs.* (Macmillan C°. N. York).

SACCARDY, L. 1936. Le Chêne-Liège et le Liège en Algérie. Conférences inédites.

SAX, H. J. (Mrs), 1930. Chromosome Number in Quercus. *Journ. Arn. Arb.* **11.** 220-223.

SCHAFER, B. and LA COUR. L. 1934, A Chromosome Survey of Aconitum. *Ann. Botany.* **48.** *191.* 693-713.

SCHWARZ, O. 1936. Entwurf zu einem natürlichen System der Cupuliferen und der Gattung Quercus L. *Notizb. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem.* **116**: 1-22.

SHARP, L. 1934. *Introduction to Cytology.* (McGraw-Hill Book C°. N. York).

TISCHLER, G. 1931. Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. *Tab. Biol. Per.* **7.** 109-226.

TRABUT, L. 1888. Les Zones Botaniques de l'Algérie. *Ass. Fr. Av. Sc. Congrés d'Oran.*

WARBURG, O. and WARBURG, E. 1933. Oaks in Cultivation in the British Isles. Sep. *Journ. R. Hort. Soc.* **58,** *1.* 176-189.

WETZEL, G. 1929. Chromosomenstudien bei den Fagales. *Botan. Arc.* **25.** 257-283.

WOODWORTH, R. H. 1929. Cytological Studies in the Betulaceae. I. *Bot. Gaz.* **87.** 331-353.

—— 1929a Cytological Studies in the Betulaceae. II. *Corylus and Alnus. Bot. Gaz.* **88.** 383-399.

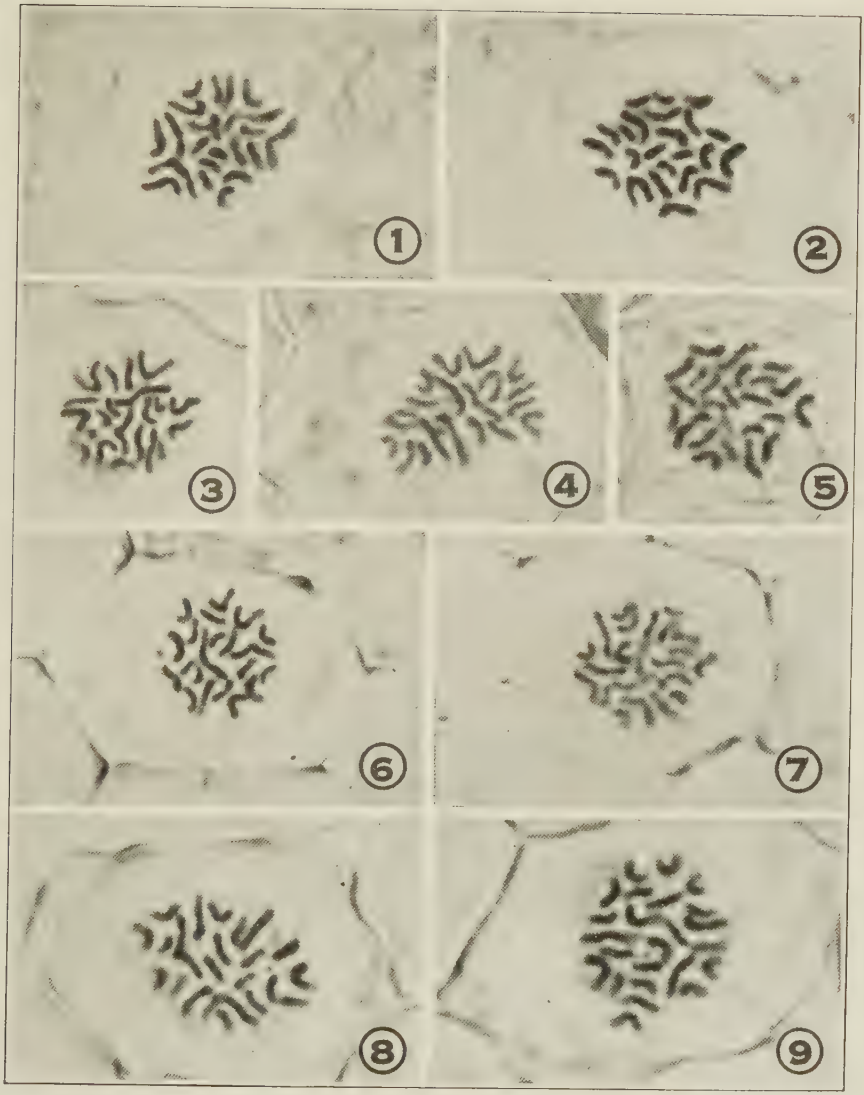
—— 1930. Cytological Studies in the Betulaceae. IV. *Betula, Carpinus, Ostrya, Ostryopsis, Bot. Gaz.* **90.** 108-115.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Réproduction microphotographique de plaques équatoriales
dans des cellules du méristème radiculaire
de *Quercus*.
× 2600.

1-5 *Quercus Suber*, L. Diverses varietés et formes.
6-7 *Quercus Ilex*, L.
8-9 *Quercus lusitanica*, LAM.

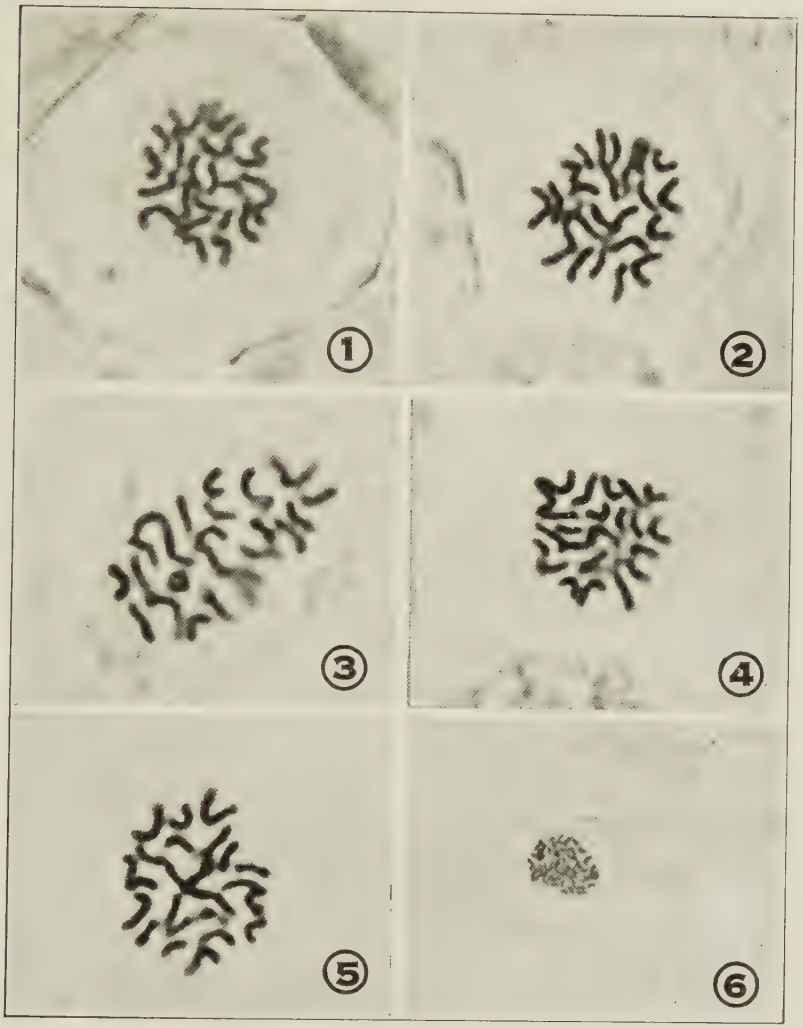


Natividade microphot.

PLANCHE II

Réproduction microphotographique de plaques équatoriales dans des cellules du méristème radiculaire de *Quercus*.

1 *Quercus toza*, BOSC × 2600.
2-3 *Quercus fruticosa*, BROT. × 3000.
4 *Quercus Robur*, L. × 2600.
5 *Quercus coccifera*, L. × 2600.
6 Cellule tétraploïde dans une racine de *Q. toza*, BOSC × 1000.



Natividade microphot.

PLANCHE III

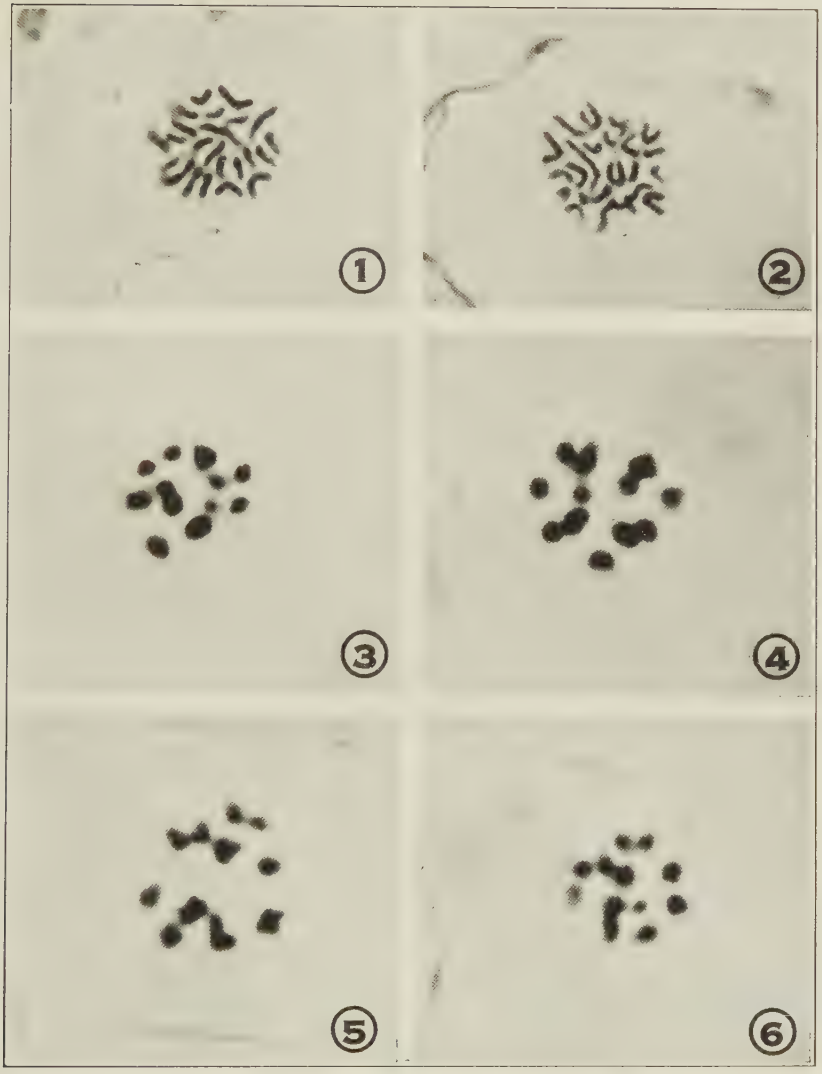
1 Métaphase dans une cellule de la racine de l'hybride *Q. Cerris* × *Suber.* × 2600.

2 Métaphase dans une cellule de la racine de l'hybride *Q. Ilex* × *Suber.* × 2600.

3-6 Métaphase I dans des cellules mères du pollen. × 3500.

3-4 *Quercus Suber*, L.

5-6 *Quercus lusitanica*, LAM.



Natividade microphot.

SUR L'ORIGINE DU *NARCISSUS DUBIUS* GOUAN

par

ABÍLIO FERNANDES

(Institut Botanique de l'Université de Coimbra)

Reçu le 3 Mai, 1937.

INTRODUCTION

APRÈS la parution de l'ouvrage de DARWIN, la question de l'origine des espèces devint un problème fondamental de la Biologie. Grâce à l'apparition de la Génétique et aux progrès réalisés par la Cytologie, une nouvelle science est née, la Cytogénétique, association intime des deux premières et dans les domaines de laquelle on a surtout cherché la solution de cet important problème.

Les résultats obtenus jusqu'à présent par plusieurs auteurs (voir DARLINGTON, 1937) sont si pleins d'intérêt qu'ils nous encouragent à poursuivre dans cette voie. En effet, on a pu obtenir artificiellement certaines formes, qui méritent justement le titre d'espèces nouvelles, et il a été possible aussi de mettre en évidence les procédés selon lesquels certaines espèces ont pris naissance dans la nature, puisqu'on est parvenu à les analyser. Dans un cas, même, on a réussi, après l'analyse, à faire la synthèse d'une espèce naturelle, le *Galeopsis Tetrahit* (MÜNTZING, 1930a, b, 1932). Le matériel de cette espèce, obtenu artificiellement, est en tout comparable à celui de l'espèce naturelle, ce qui montre que l'analyse, qui avait été préalablement faite, nous avait renseigné, d'une façon rigoureuse, sur son origine.

Les méthodes employées par les cytogénétistes pour arriver à la solution du problème de l'origine des espèces sont variées. Parmi ces méthodes, l'étude comparative des idiogrammes des espèces voisines, celle de la variabilité chromosomique chez les individus de la même espèce et

celle du comportement méiotique des chromosomes dans les espèces et dans les hybrides interspécifiques occupent des places proéminentes.

Pendant nos recherches sur la caryologie comparée des espèces du genre *Narcissus*, nous avons réussi à mettre en relief les procédés selon quoi quelques espèces ont dû être engendrées dans la nature. Parmi les cas analysés d'une façon plus complète, se trouve celui de *Narcissus dubius* Gouan, qui constitue l'object du présent travail.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Nos observations ont porté sur le matériel suivant:

1) *N. juncifolius* Lag. Nous avons étudié des plantes de deux provenances: a) plantes recueillies à Monserrat, Province de Tarragone, Catalogne, Espagne; b) plantes fournies par le Jardin Alpin d'acclimatation «Floraire» de H. Correvon & Fils (Suisse).

2) *N. tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl.) provenant de Faro, Algarve.

3) *N. tazetta* L. var. *papyraceus* (Ker.) fourni par l'Orto Botanico de Catane, Sicile, Italie.

4) *N. dubius* Gouan. Le matériel étudié provient également de deux endroits différents: a) de bulbes originaires du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris; b) de plantes obtenues par germination de graines récoltées à Montagut, Tarragone, et fournies par le Jardin Botanique de Barcelone (1).

Les plantes, cultivées en pots au Jardin Botanique, nous ont fourni des pointes végétatives de racines et des anthères avec grains de pollen dans la première division, matériel que nous avons utilisé pour nos observations.

(1) Nous sommes profondément reconnaissants à M. le Dr. Riofrio, Professeur à l'Université de Barcelone, qui a bien voulu nous envoyer des bulbes de *N. juncifolius* Lag., recueillis à Monserrat. Nous remercions également les Directions des Jardins Botaniques mentionnés, qui, en nous faisant parvenir du matériel, ont rendu possible ce travail.

Les préparations des méristèmes radiculaires ont été faites selon les deux techniques suivantes:

1) Fixation au liquide de Navachine (modification de Bruun) et coloration, soit à l'hématoxyline ferrique, soit au violet de gentiane;

2) Fixation au liquide de La Cour 2BE et coloration au violet de gentiane.

Pour l'étude des métaphases de la première division des noyaux des grains de pollen, nous avons employé trois types de préparations:

1) Préparations non permanentes, obtenues par la dissociation d'anthères dans une goutte de carmin-acétique;

2) Préparations non permanentes, obtenues par la dissociation d'anthères, fixées d'avance au liquide de Carnoy (3 parties d'alcool absolu: 1 partie d'acide acétique cristallisable), dans une goutte de carmin-acétique;

3) Préparations permanentes colorées au carmin-acétique, obtenues selon la technique décrite dans un travail antérieur (FERNANDES, 1936).

Malgré tout l'intérêt qu'elle aurait présenté pour nous, nous n'avons pu étudier la méiose de *N. dubius*, faute de matériel. En effet, les divisions réductrices ayant lieu alors que les fleurs sont encore à l'intérieur des bulbes, il faut sacrifier les plantes pour rencontrer les fleurs. Comme nous ne possédions que trois bulbes, nous n'avons pu faire cet essai car nous courrions le risque de détruire tout le matériel. Notre prudence fut sage, puisqu'aucune plante n'a fleuri cette année.

OBSERVATIONS

I — *NARCISSUS JUNCIFOLIUS* LAG.

PHILP (1934) indique 14 comme étant le nombre chromosomique diploïde de cette espèce. Nos observations confirment la numération de cet auteur, vu que nous avons trouvé aussi 14 chromosomes dans les cellules du méristème radiculaire (fig. 1*a*, *b* et photo. 1, Pl. I). Les caractères morphologiques de ces 14 chromosomes sont les suivants:

1 — Une paire du type Lp, ayant la branche p plus longue que celle des autres chromosomes du même type. Une constriction acinétique, sub-médiane et peu prononcée, a été observée, sur quelques figures, dans la branche L (Lp 1, fig. 1*a*, *b*);

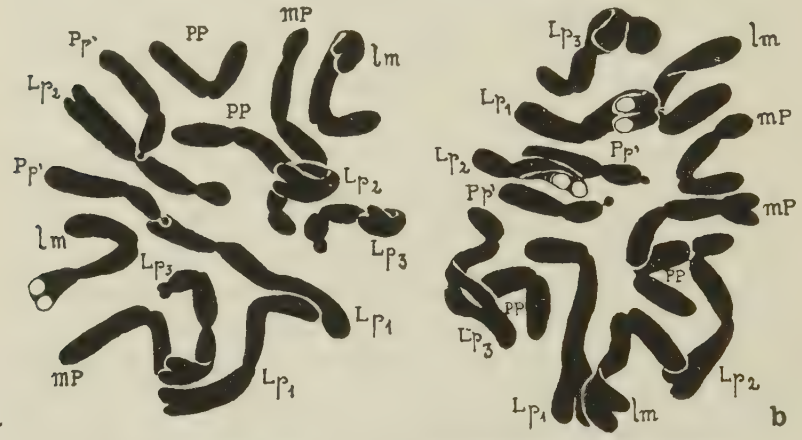


Fig. 1 *a* et *b*. — *Narcissus juncifolius* Lag. Plaques équatoriales dans des cellules du méristème radiculaire. Les chromosomes sont indiqués par leurs symboles respectifs. Navachine (Bruun); hématoxyline ferrique. × 3250.

2 — Une paire Lp, ayant la branche p beaucoup moins longue que celle de la paire précédente. La branche L possède une constriction acinétique sub-médiane (Lp 2, fig. 1*a*, *b*);

3 — Une paire du type Lp, dont la branche p possède une constriction près de l'extrémité distale, qui isole un petit segment ayant l'aspect d'un satellite soudé au corps chromosomique (Lp 3, fig. 1*a*). Chez quelques plantes, nous n'avons pas réussi à observer ces segments (Lp 3, fig. *b*). Ces corpuscules représentent sans doute des satellites et, de cette façon, le comportement de cette paire sera comparable en tout à une paire morphologiquement semblable à celle-ci, que nous avons rencontrée chez *N. reflexus* et *N. triandrus* (voir FERNANDES, 1935). La branche L possède, comme la paire précédente, une constriction acinétique très prononcée, sub-médiane (Lp 3, fig. 1*a*, *b*);

4 — Une paire lm, dont la plus longue branche est un peu plus courte que la branche L des chromosomes précédents; cependant, la différence de longueur n'est pas très sensible (lm, fig. 1*a*, *b*);

5 — Une paire du type mP (voir TARNAVSCHI, 1935); une constriction acinétique, localisée près de l'extrémité de la branche m a été observée sur quelques figures (mP, fig. 1*a*, *b*);

6 — Une paire presque isobrachiale PP (PP, fig. 1*a*, *b*);

7 — Une paire Pp' (Pp', fig. 1*a*, *b*).

La garniture chromosomique de *N. juncifolius* Lag. peut donc être exprimée par la formule:

$$2n = 6\ Lp + 2\ lm + 2\ mP + 2\ PP + 2Pp'$$

Comme nous l'avons établi dans des travaux antérieurs (FERNANDES, 1931, 1934 et surtout 1935), *N. reflexus* et *N. triandrus* possèdent des garnitures semblables. En confrontant la garniture de ces espèces avec celle de *N. juncifolius*, on remarque qu'elles se ressemblent beaucoup, puisqu'elles ne diffèrent que par une paire chromosomique, qui est du type mP chez *N. juncifolius* et du type PP chez les deux autres espèces. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce sujet, dans un travail ultérieur.

Parmi les individus étudiés provenant de Monserrat, nous avons rencontré une plante trisomique, toutes ses racines étant pourvues de 15 chromosomes (fig. 2*a*, *b*). Le chromosome surnuméraire appartient au type Lp. Cependant, il ne s'agit pas d'un élément Lp_1, mais d'un élément Lp_2 ou Lp_3. Comme ces chromosomes sont très semblables, l'identification rigoureuse du chromosome surnuméraire n'est pas une tâche facile. Cependant, nous avons trouvé une figure (fig. 2*a*), qui semblait montrer trois chromosomes Lp_3. Il est donc probable que le chromosome surnuméraire soit de ce type.

Il se pourrait que ce trisomique ait été engendré par la fusion d'un gamète à 8 chromosomes, formé par suite de non-disjonction ou non-conjonction, avec un gamète normal.

L'apparition de ce trisomique montre donc que des anomalies peuvent avoir lieu dans les divisions réductrices de *N. juncifolius*.

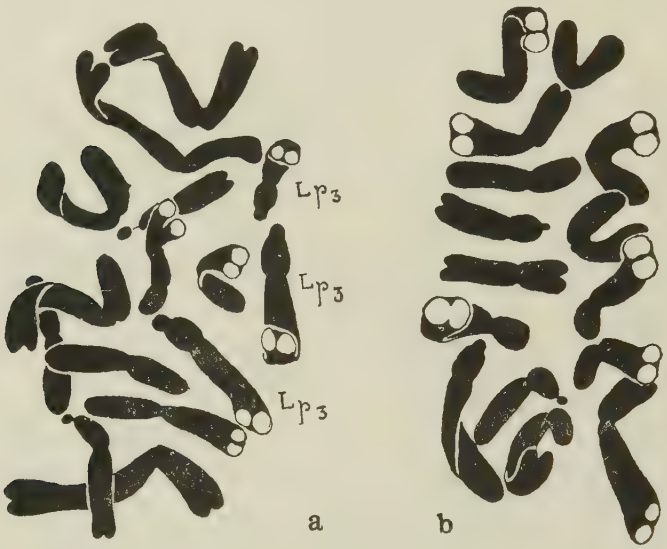


Fig. 2 *a*, *b*. — *N. juncifolius* Lag. Plaques équatoriales dans des cellules du méristème radiculaire de la plante trisomique. On voit, sur la fig. 2 *a*, trois chromosomes Lp_3. Navachine (Bruun); hématoxyline ferrique. × 3250.

II — *NARCISSUS TAZETTA* L.

vars. *Panizzianus* (Parl.) et *papyraceus* (Ker.)

La variété *Panizzianus* (*N. Panizzianus* Parl.) de *N. tazetta* possède 22 chromosomes somatiques, comme nous l'avons établi en 1934 (FERNANDES, 1934). Ces chromosomes correspondent à la description suivante (fig. 3):

1 — Une paire Lp, ayant la branche p très courte. Sur quelques figures, une constriction acinétique a été observée dans la branche L; cette constriction est localisée à une distance de la constriction cinétique approximativement égale à 1/3 de la longueur de la branche L (Lp, fig. 3);

2 — Deux paires céphalobrachiales L., pourvues de constriction acinétique, localisée à une distance de la

constriction cinétique approximativement égale à 1/3 de la longueur de la branche (L.$_1$-L.$_4$, fig. 3);

3 — Une paire lm (lm, fig. 3);

4 — Une paire l. (l., fig. 3);

5 — Deux paires satellitifères P'. Malgré nos efforts, nous n'avons pas réussi à rencontrer une figure présentant les quatre satellites. Cependant, l'existence de quatre chromo-

Fig. 3. — *Narcissus tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl.). Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. Les chromosomes sont indiqués par leurs symboles respectifs. Navachine (Bruun); hématoxyline ferrique. × 3250.

somes satellitifères ne nous semble pas douteuse, puisque nous avons trouvé, sur des figures de diacinèse dans les cellules-mères des grains de pollen, deux bivalents accolés au nucléole (P., fig. 3);

6 — Six chromosomes céphalobrachiaux, moins longs que les chromosomes satellitifères (p., fig. 3);

7 — Deux chromosomes isobrachiaux pp (pp, fig. 3).

Dans les plaques équatoriales de la première division des grains de pollen, nous avons trouvé 11 chromosomes (figs. 4*a*, *b*, 5, 6 et photos. 2, 3 et 4, Pl. I), dont 1 Lp, 2 L.,

1 lm, 1 l., 2 P., 3 p. et 1 pp, correspondant ainsi rigoureusement au nombre haploïde des types identifiés dans les cellules du méristème radiculaire.

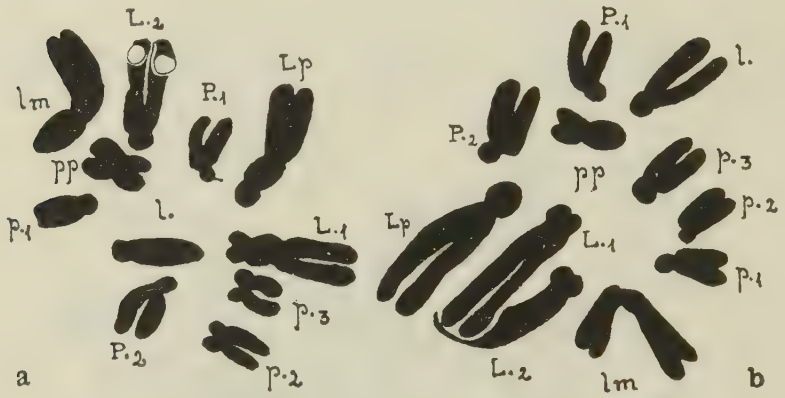


Fig. 4 *a, b.* — *Narcissus tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl.). Plaques équatoriales dans des grains de pollen. Confronter la fig. *a* avec la photo. 3, Pl. I. Carmin-acétique. × 2200.

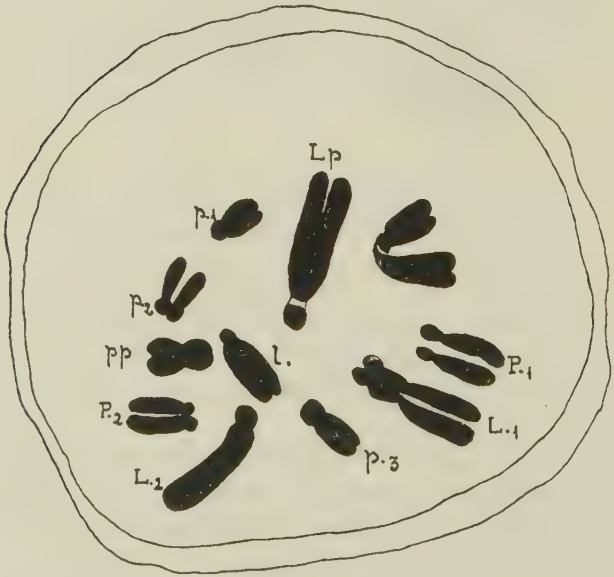


Fig. 5. — *Narcissus tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl.). Métaphase dans un grain de pollen. Confronter avec la photo. 4, Pl. I. Carmin-acétique. × 2200.

La description que nous venons de présenter s'écarte de celle que nous avons donnée en 1934 (FERNANDES, 1934) sur les points suivants:

1 — En 1934, nous avons considéré les chromosomes Lp comme appartenant au type L., ce qui n'a rien d'étonnant, vu que la branche p est très petite. Une observation rigoureuse montre, cependant, que cette branche est plus

Fig. 6. — *Narcissus tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl.). Plaque équatoriale dans un grain de pollen. Carnoy--carmin-acétique. × 2200.

longue que celle des chromosomes considérés maintenant comme appartenant au type L.;

2 — En 1934, nous avons conclu à l'existence de quatre chromosomes du type l.. Néanmoins, nous avons remarqué que «deux de ces chromosomes sont moins longs que les deux autres». Nos observations actuelles montrent que les chromosomes plus longs doivent être considérés comme appartenant au type L.;

3 — Nous avons établi l'existence de quatre chromo-

somes satellitifères, point resté douteux dans notre travail de 1934.

La variété *papyraceus* (*N. papyraceus* Ker.) de *N. tazetta* possède une garniture chromosomique identique à celle de la variété *Panizzianus*, comme le montre la fig. 7. Le nombre

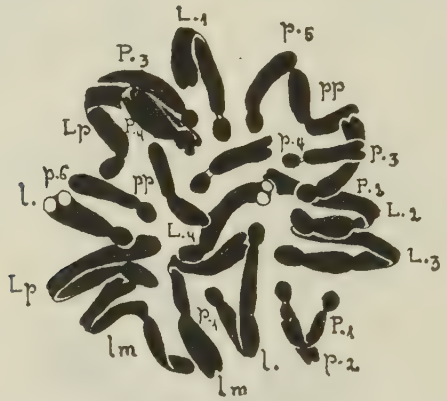


Fig. 7. — *Narcissus tazetta* L. var. *papyraceus* (Ker.). Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. Aucun satellite n'est visible. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 3250.

maximum des nucléoles que nous avons trouvé dans les cellules du méristème radiculaire est de 4, ce qui montre l'existence d'un nombre égal de chromosomes nucléolaires.

III — *NARCISSUS DUBIUS* Gouan

Toutes les plantes étudiées, les plantes fournies par le Muséum d'Histoire Naturelle de Paris comme celles provenant de Montagut, possèdent 50 chromosomes dans les cellules du méristème radiculaire (figs. 8 et 9 et photo. 5, Pl. I).

Comme il y a chez *N. tazetta* des formes pourvues de 10 chromosomes comme nombre haploïde (NAGAO, 1929, 1930, 1933) et que *N. dubius* est une espèce très voisine de celle-là (quelques auteurs considèrent *N. dubius* comme une sous-espèce de *N. tazetta*), nous avons pensé tout d'abord, en présence du nombre $2n = 50$, que *N. dubius* pourrait être une forme pentaploïde d'une variété de *N. tazetta*.

S'il en était ainsi, nous devrions trouver, dans les métaphases de la pointe végétative de la racine de *N. dubius*, la garniture chromosomique haploïde de *N. tazetta*, représentée cinq fois. L'analyse de la morphologie des chromo-

Fig. 8. — *Narcissus dubius* Gouan du matériel du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire montrant 50 chromosomes. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

somes, cependant, nous a montré que cette idée ne pouvait être défendue, puisque, malgré l'existence de certains chromo-

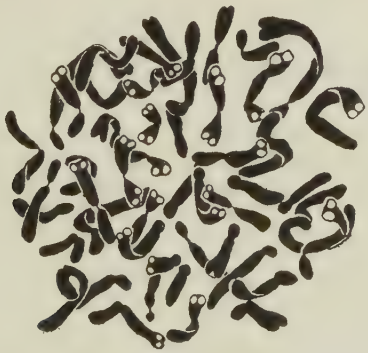


Fig. 9. — *Narcissus dubius* Gouan du matériel de Montagut. Plaque équatoriale dans une cellule de la pointe végétative de la racine. Confronter avec la photo. 5, Pl. I. 2n = 50. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

somes appartenant à *N. tazetta*, il y avait aussi des chromosomes d'un type différent.

Étant donné que le nombre chromosomique est élevé et que les chromosomes se présentent très longs et minces,

les plaques équatoriales des pointes végétatives de la racine ne sont pas claires, et ne permettent pas l'identification rigoureuse des types de chromosomes existants. Pour cette raison, nous nous sommes adressé, pour l'étude morphologique des chromosomes, aux plaques équatoriales de la première division du noyau des grains de pollen, puisqu'ici

Fig. 10. — *Narcissus dubius* Gouan. Plaque équatoriale dans un grain de pollen; on compte 25 chromosomes. T_1-T_{11}, chromosomes de *N. tazetta* (garniture haploïde). J_1-J_{14}, chromosomes de *N. juncifolius* (garniture diploïde). Confronter avec la photo. 6, Pl. I. Carnoy-carmin-acétique. × 2200.

le nombre chromosomique se trouve réduit à la moitié et que ces cellules, très volumineuses, présentent les chromosomes suffisament séparés.

En examinant ces préparations, nous avons constaté que tous les grains de pollen étaient normaux et qu'ils présentaient uniformément 25 chromosomes (fig. 10 et photo. 6, Pl. I). Les divisions réductrices doivent donc avoir lieu normalement, ce qui constitue un argument décisif contre l'idée que *N. dubius* est une forme pentaploïde de *N. tazetta*.

L'analyse détaillée de la morphologie des chromosomes nous a conduit à conclure que la garniture chromosomique

haploïde de *N. dubius* se compose de: a) 11 chromosomes, correspondant à la garniture haploïde de quelques variétés de *N. tazetta* (fig. 10, T_1-T_{11}); b) et 14 chromosomes, correspondant à la garniture diploïde de *N. juncifolius* (fig. 10, J_1-J_{14}). D'après ce fait, une conclusion s'impose: N. dubius *est un hybride stable, provenant du croisement d'une forme diploïde de* N. tazetta *avec une forme tétraploïde de* N. juncifolius.

DISCUSSION

Étant donné que *N. dubius* est un hybride stable, deux hypothèses sont possibles pour expliquer son origine:

1. — *N. juncifolius*, ayant 7 comme nombre fondamental, a produit des formes tétraploïdes à 28 chromosomes (1). Ces formes ont produit des gamètes diploïdes, c'est-à-dire pourvus de 14 chromosomes. Par hybridation de ces gamètes avec des gamètes haploïdes de *N. tazetta*, pourvus de 11 chromosomes, des zygotes hybrides à 25 chromosomes ont été engendrés.

Ensuite la duplication chromosomique s'est produite. Elle a pu prendre place selon l'un des deux procédés suivants:

a) Duplication somatique dûe au fait que les deux groupes de chromatides ne se sont pas séparés et n'ont pas émigré vers les pôles. Ce phénomène pourrait avoir lieu dans la première division du zygote hybride, ou dans quelqu'une des divisions subséquentes. Dans le premier cas, un embryon à 50 chromosomes serait engendré, lequel donnerait tout de suite une plante pourvue de ce même nombre chromosomique. Dans le deuxième cas, il y aurait production de chimères chromosomiques et des secteurs à 2×25 chromosomes pourraient être engendrés. Ces secteurs produiraient des hampes florales, dont les fleurs présenteraient des divisions de réduction normales. Par autofécondation, ou par croisement de gamètes de fleurs de ce type, des graines à embryons pourvus de 50 chromosomes pren-

(1) L'existence de formes tétraploïdes de *N. juncifolius* à l'état spontané n'est pas encore connue. Cependant, elle est très probable, puisque la tétraploïdie a été trouvé chez presque toutes les espèces qui ont fait l'objet d'études approfondies.

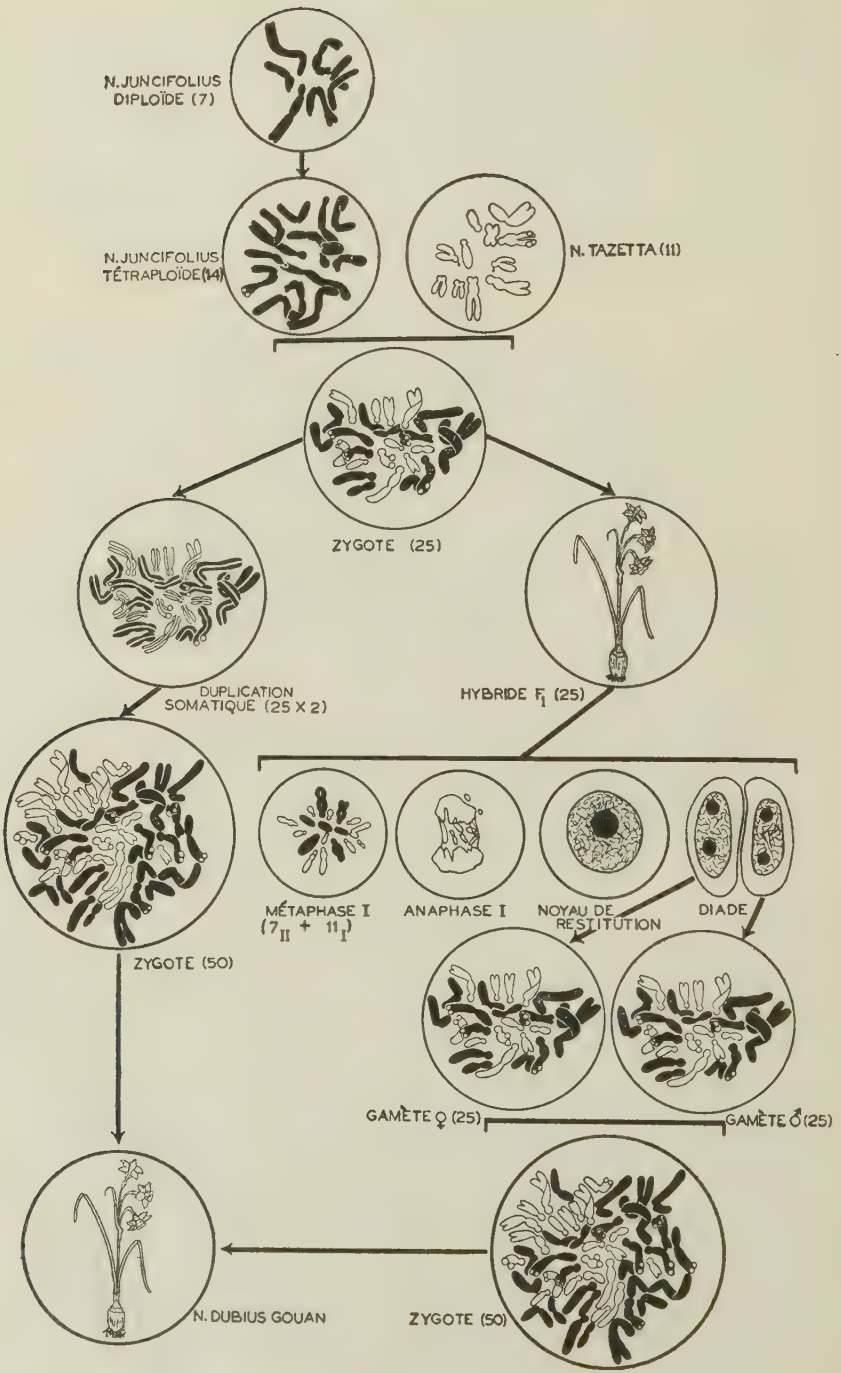


Fig. 11 — Schéma représentant l'origine du *N. dubius* d'après la première hypothèse. Chromosomes de *N. juncifolius* en noir. Chromosomes de *N. tazetta* en contour. Seul le cas où la duplication somatique est zygotique est figuré. Les nombres chromosomiques sont indiqués entre parenthèses.

draient naissance. Ces graines engendreraient, alors, le *N. dubius* actuel.

b) Le zygote hybride, pourvu de 25 chromosomes, donnerait naissance à une plante. Cette plante présenterait, dans les métaphases de la première division des cellules-mères des spores, 7 bivalents, provenant de la conjugaison, deux à deux, des chromosomes de la garniture diploïde de *N. juncifolius*, et 11 monovalents, correspondant aux chromosomes de la garniture haploïde de *N. tazetta*. Étant donné cette composition, les phases subséquentes des divisions réductrices ne pourraient pas être régulières. Outre certaines autres irrégularités, la production de noyaux de restitution (phénomène constaté déjà à plusieures reprises par beaucoup d'auteurs dans les divisions de réduction des formes hybrides) pourrait avoir lieu. A la suite de la division homéotypique, ces noyaux de restitution donneraient des diades, qui engendreraient ensuite des gamètes à 25 chromosomes. Par la fusion de deux gamètes de ce type, des zygotes à 50 chromosomes seraient produits, d'où résulterait le *N. dubius* actuel. Étant donné l'existence de paires chromosomiques homologues, la réduction chromatique sera régulière (1) et les plantes seront stables et fertiles.

Pour mieux faire comprendre cette hypothèse, nous l'avons représentée schématiquement dans la fig. 11.

2. — *N. juncifolius* a produit des formes tétraploïdes. Ces formes, par suppression de la réduction chromatique (formation de noyaux de restitution) dans quelques cellules-mères des spores, ont produit quelques gamètes pourvus de tous les chromosomes de la garniture somatique (28). Le même phénomène ayant lieu chez *N. tazetta*, des gamètes à 22 chromosomes se seraient formés.

---

(1) Comme l'un des parents de *N. dubius* est une forme tétraploïde de *N. juncifolius*, il est à prévoir qu'un nombre variable de tétravalents pourra apparaître à la métaphase de la division hétérotypique. Cependant, la ségrégation de ces tétravalents pourra être régulière donnant ainsi des gamètes uniformes à 25 chromosomes. Pour cette raison, il y aurait donc intérêt à étudier la méiose de *N. dubius*. Malheureusement, nous n'avons pu le faire pour les raisons présentées dans le chapitre «Matériel et technique».

La fusion de ces gamètes auraient engendré des zygotes à 50 chromosomes, qui auraient donné naissance à *N. dubius:*

28 (N. juncifolius) + 22 (N. tazetta) = 50 (N. dubius).

Étant donné les connaissances que nous possédons sur le comportement des narcisses, il nous semble que la première hypothèse est bien plus probable que la deuxième. En effet, ayant étudié les divisions de réduction de quelques formes de *N. tazetta* pourvues de 22 chromosomes, nous n'y avons jamais trouvé d'irrégularités, conduisant à la production de gamètes diploïdes. Dans les mitoses des grains de pollen, nous avons aussi toujours constaté l'existence, dans ces cellules, du nombre chromosomique normal (11). D'autre part, la production de gamètes à 28 chromosomes par les formes tétraploïdes de *N. juncifolius* ne nous semble probable non plus, puisque nous n'avons trouvé que des grains de pollen à 14 chromosomes dans les formes tétraploïdes des autres espèces de *Narcissus*, que nous avons déjà étudiées *(N. bulbocodium, N. viridiflorus*, etc.*)*.

Cependant, supposons que de tels gamètes se puissent engendrer. S'il en est ainsi, le nombre de ces gamètes sera trop petit comparativement au nombre de gamètes réguliers à 11 et à 14 chromosomes. De cette façon, ces derniers gamètes auront plus de chance de se croiser que les gamètes à 22 et à 28 chromosomes. Un hybride à 25 chromosomes apparaîtrait alors plus facilement qu'une forme à 50, ce qui montre que la première hypothèse est bien plus probable que la deuxième.

Quant au procédé au moyen duquel la duplication chromosomique a eu lieu, il ne nous est pas possible de décider entre les deux alternatives mentionnées dans la première hypothèse. Les connaissances que nous possédons (voir DARLINGTON, 1937) des procédés permettant d'obtenir expérimentalement des polyploïdes nous montrent que les cas où la duplication est dûe au croisement de gamètes non-réduits sont bien plus fréquents que ceux où cette duplication a été somatique. Ce fait semble donc appuyer l'alternative b. Cependant, certaines investigations récentes (DORSEY, 1936,

etc.) tendent à montrer que la duplication somatique, particulièrement celle produite dans la première division du zygote, a lieu fréquemment. Alors, il n'est donc guère possible de décider entre les deux alternatives.

Cependant, quel que soit le procédé qui a provoqué la duplication, le résultat final sera le même et nous pourrons dire que *N. dubius* est, quant à sa composition somatique, une espèce tétra-diploïde, puisqu'il est composé par quatre génomes de *N. juncifolius* et deux de *N. tazetta*. Cette composition somatique pourra donc être représentée par la formule: JJJJTT.

*

L'hypothèse que nous avons avancée sur l'origine du *N. dubius* concorde avec les données de la distribution géographique, de l'époque de floraison et des caractères de la morphologie externe de cette plante, comme le montre l'exposé suivant:

1) — *Distribution géographique* — *N. tazetta* est une espèce qui habite toute la région méditerranéenne (fig. 12). En ce qui concerne particulièrement la France et la Presqu'île Ibérique, *N. tazetta* présente la distribution suivante (fig. 13):

France: Alpes-Maritimes; Var; Bouches-du-Rhône; Gard; Hérault; Pyrénées-Orientales; Landes; Basses-Pyrénées (ROUY, Flore de France, XIII).

Presqu'île Ibérique: Pyrénées; Catalogne; Aragon; Asturies; Galice; Nouvelle Castille; Valence; Andalousie; Estremadoure; Baléares; Portugal (COLMEIRO, Enumeration y Revision de las Plantas de la Peninsula Hispano-Lusitana é islas Baleares, tomo V).

N. juncifolius possède une aire géographique beaucoup plus restreinte que celle de *N. tazetta*, puisqu'on le rencontre seulement en France et dans la Presqu'île Ibérique (fig. 14):

France: Coteaux calcaires schisteux du midi: des Bouches-du-Rhône (inclusivement) aux Pyrénées-Orien-

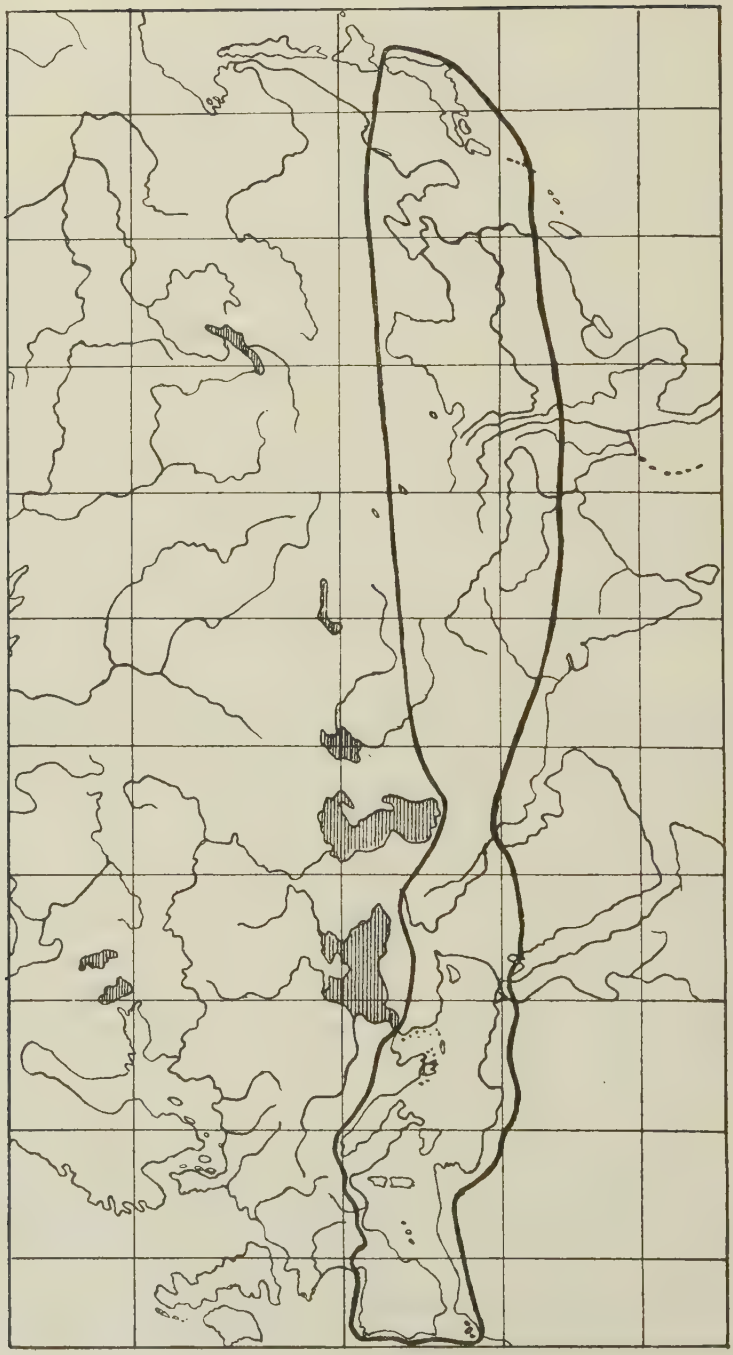


Fig. 12. — Carte montrant l'aire géographique de *N. tazetta* L.

tales (inclusivement); Hautes-Pyrénées; Vaucluse; Cévennes; Lot (ROUY, Flore de France, XIII).

Presqu'île Ibérique: Catalogne; Aragon; Navarre; Valence; Andalousie; Estremadoure; Baléares; Portugal dans la Serra de Monchique (COLMEIRO, Enumeración y

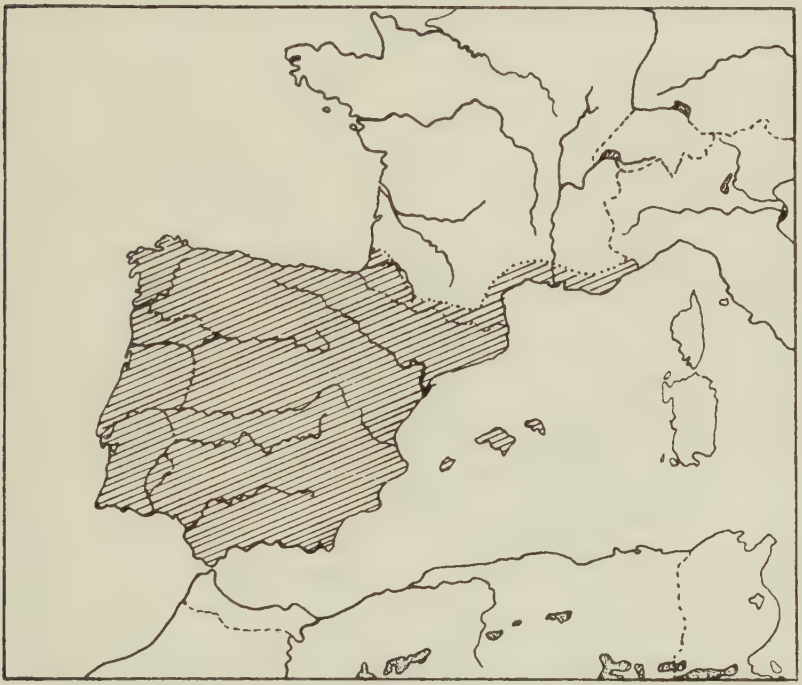


Fig. 13.— Carte montrant l'aire de distribution de *Narcissus tazetta* dans la France et dans la Presqu'île Ibérique.

Revisión de las Plantas de la Península Hispano-Lusitana é islas Baleares, tomo V).

L'aire de distribution de *N. dubius* est moins étendue encore que celle de *N. juncifolius;* on le rencontre seulement dans le sud-est de la France et le nord-est de l'Espagne (fig. 15):

France: Var; Bouches-du-Rhône; Vaucluse; Gard; Hérault; Aude; Pyrénées-Orientales.

Espagne: Catalogne; Aragon.

Les cartes de distribution géographique s'harmonisent très bien avec l'idée de considérer *N. dubius* comme une espèce plus récente que *N. tazetta* et *N. juncifolius*. Au même temps, elles mettent en évidence que *N. dubius* habite dans une région où se trouvent ensemble ses parents

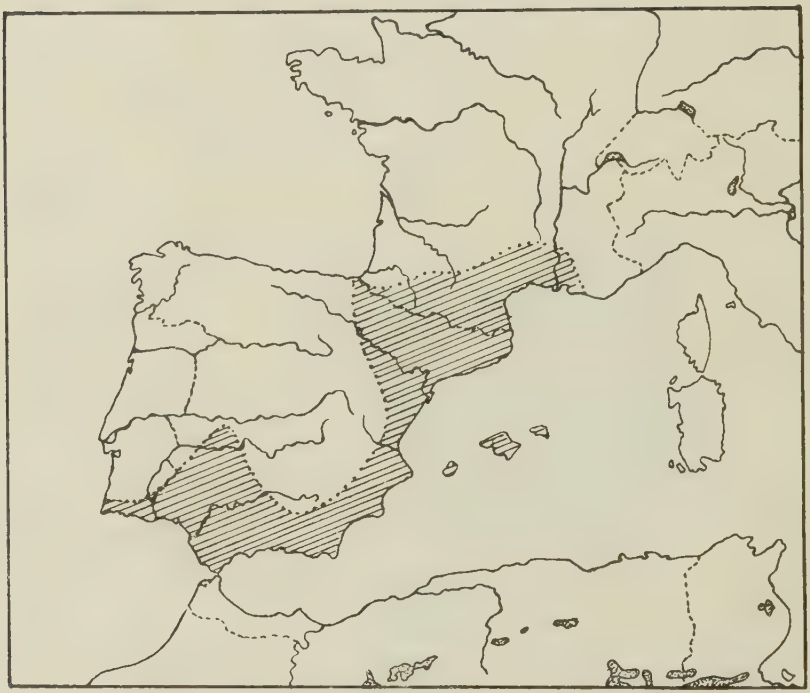


Fig. 14. — Aire géographique de *Narcissus juncifolius*.

supposés. Ce fait montre donc que l'hybridation entre *N. juncifolius* et *N. tazetta* pourrait avoir lieu, ce qui est en accord avec l'hypothèse suggérée par l'étude caryologique.

Une hybridation entre formes diploïdes de *N. tazetta* et *N. juncifolius* pourrait engendrer un allotétraploïde à 36 chromosomes, qui pourrait sans doute être considéré comme *N. dubius*. Cependant, comme les exemplaires de France sont caryologiquement comparables à ceux de la Catalogne ($2n = 50$), il semble que *N. dubius* ait la même composition caryologique dans toute la région qu'il habite et que toutes les plantes existantes soient des descendants

du croisement entre une forme tétraploïde de *N. juncifolius* et une forme diploïde de *N. tazetta* et que les formes à 36 chromosomes ne doivent pas exister.

N. tazetta est une espèce extraordinairement polymorphe. La variété *papyraceus* (*N. papyraceus* Ker.) a

Fig. 15. — Aire géographique de *Narcissus dubius* Gouan.

beaucoup de ressemblance avec *N. dubius;* c'est ainsi que, d'après BURBIDGE, nombre d'auteurs ont souvent considéré *N. dubius* comme étant *N. papyraceus.* Peut-être *N. papyraceus* serait-il un des parents de *N. dubius.* Cette conclusion s'harmonise avec les données caryologiques, vu que *N. papyraceus* est une des variétés de *N. tazetta* qui possède 22 chromosomes somatiques.

Comme *N. papyraceus* est très fréquent dans le midi de la France et que *N. dubius* est plus abondant en France qu'en Espagne, il semble que nous puissions conclure que *N. dubius* a été engendré dans le sud-est de la France

(peut-être à Var ou Bouches-du-Rhône). Après avoir pris naissance, il a avancé vers le nord et surtout vers l'ouest, traversant les Pyrénées pour atteindre la Catalogne et l'Aragon.

2) — *Époque de floraison* — Les flores indiquent Mars-Mai comme époque de floraison de *N. juncifolius*. Pour *N. tazetta*, elles indiquent Janvier-Mai. Bien que *N. juncifolius* fleurisse plus tardivement que *N. tazetta*, il y a encore trois mois (Mars, Avril et Mai) pendant lesquels les deux espèces sont en fleur simultanément et pourront donc s'hybrider, ce qui s'accorde avec l'hypothèse que nous avons avancée.

3) — *Morphologie externe* — Quelques auteurs considèrent *N. dubius* comme une sous-espèce de *N. tazetta*. D'autres prétendent qu'elle constitue une espèce distincte. Pour ce qui est des caractères de la morphologie externe, *N. dubius* est une forme intermédiaire entre *N. tazetta* et *N. juncifolius*, constatation que nous avons confirmée et qui a déjà été faite par quelques taxonomistes. Ainsi, BURBIDGE (1875) dit «The flowers remind one of the yellow-flowered *N. juncifolius*, while in general habit the plant comes near some of the narrow-leaved forms of *N. tazetta*». La même idée est exprimée par BAKER (1875): «On the one hand it resembles *juncifolius*, but the leaves and stem are quite different, and the flowers are a uniform pure white, instead of a bright yellow. On the other hand, it comes exceedingly near some of the multiform varieties of *tazetta*.»

Nous croyons avoir ainsi éclairci le problème de l'origine du *N. dubius*. L'analyse étant faite, nous aurions pu de faire la synthèse. Malheureusement, les narcisses ayant un développement fort lent, nous n'avons pu l'entreprendre.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1. *N. juncifolius* Lag. possède 14 chromosomes somatiques, dont la morphologie est exprimée par la formule: $2n = 6\ Lp + 2\ lm + 2\ mP + 2\ PP + 2\ Pp'$.

Bien que nous n'ayons pas encore trouvé de formes

tétraploïdes à l'état spontané, nous croyons que ces formes doivent y exister.

2. Les variétés *Panizzianus* (*N. Panizzianus* Parl.) et *papyraceus* (*N. papyraceus* Ker.) de *N. tazetta* L. sont caryologiquement semblables, possédant 22 chromosomes somatiques, dont la morphologie est exprimée par la formule: 2n = 2 Lp + 4 L. + 2 lm + 2 l. + 4 P.' + 6 p. + 2 pp.

3. *N. dubius* Gouan possède 50 chromosomes somatiques. Le nombre gamétique, déterminé dans les métaphases de la première division des grains de pollen, est de 25. Le pollen est normal et les grains possèdent le même nombre chromosomique (25).

4. L'analyse de la morphologie des chromosomes de *N. dubius* nous a montré que cette espèce, malgré le nombre chromosomique 2n = 50, ne saurait être considérée comme une forme pentaploïde d'une variété de *N. tazetta*, pourvue de 10 chromosomes comme nombre fondamental.

5. Nous avons montré, par l'analyse des caractères morphologiques des chromosomes, que la garniture haploïde de *N. dubius* est composée d'une garniture haploïde de *N. tazetta* et d'une garniture diploïde de *N. juncifolius*. Nous en avons conclu que *N. dubius* a été engendré par hybridation entre une forme diploïde de *N. tazetta* (probablement *N. papyraceus*) avec une forme tétraploïde de *N. juncifolius*, suivie de duplication chromosomique. *N. dubius* aura donc la composition somatique JJJJTT, où J représente le génome de *N. juncifolius* et T le génome de *N. tazetta*.

6. L'hypothèse avancée sur l'origine du *N. dubius* est en parfait accord avec les données de la distribution géographique, de l'époque de floraison et des caractères de la morphologie externe de cette espèce et de leurs parents supposés.

BIBLIOGRAPHIE

ASCHERSON, P. und GRAEBNER, P., 1905-1907. *Synopsis der mitteleuropäischen Flora*, **3**. Leipzig.

BAKER, J. G., 1888. *Handbook of the Amaryllideae*. London.

BURBIDGE, F. W. and BAKER, J. G., 1875. *The Narcissus. Its history and culture*. London.

COLMEIRO, M., 1889. *Enumeración y revisión de las plantas de la Península Hispano-Lusitana é islas Baleares*, **5**. Madrid.

COSTE, H., 1906. *Flore descriptive et illustrée de la France*, **3**. Paris.

DARLINGTON, C. D., 1937. *Recent Advances in Cytology*. J. & A. Churchill Ltd., London.

DORSEY E., 1936. Induced polyploidy in wheat and rye. *J. Hered.*, **27**, 154-160.

FERNANDES, A., 1931. Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amarilidáceas. *Bol. Soc. Broteriana*, **7** (II série), 1-122.

—— 1934. Nouvelles études caryologiques sur le genre *Narcissus* L. *Bol. Soc. Broteriana*, **9** (II série), 3-198.

—— 1935. Les satellites chez *Narcissus reflexus* Brot. et *N. triandrus* L. I. Les satellites des métaphases somatiques. *Bol. Soc. Broteriana*, **10** (II série), 249-277.

—— 1936. Les satellites chez les Narcisses. II. Les sate lites pendant la mitose. *Bol. Soc. Broteriana*, **11** (II série), 87-146.

MÜNTZING, A., 1930a. Outlines to a Genetic Monograph of the Genus *Galeopsis*. *Hereditas*, **13**, 185-341.

—— 1930b. Über chromosomenvermehrung in *Galeopsis*-Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung. *Hereditas*, **14**, 153-172.

—— 1932. Cyto-Genetic Investigations on Synthetic *Galeopsis Tetrahit*. *Hereditas*, **16**, 105-154.

NAGAO, S., 1929. Karyological Studies of the *Narcissus* plant. — I. Somatic Chromosome numbers of some Garden Varieties and some Meiotic Phases of a Triploid Variety. *Mem. Coll. Sci. Kyoto B*, **4**, 175-178.

—— 1930. On the meiosis in the polyanthus narcissus, *Narcissus tazetta* L. Preliminary note. (Karyological studies of the narcissus plant II). *Jap. Jour. Genetics*, **5**, 159-171.

—— 1933. Number and behaviour of chromosomes in the genus *Narcissus*. *Mem. Coll. Sci. Kyoto B*, **8**, 81-200.

PHILP, J., 1934. *Narcissus* chromosome numbers. *Sep R. H. S. Daffodil Year-Book*, 52-53.

ROUY, G., 1912. *Flore de France*, **13**. Paris.

TARNAVSCHI, I. T., 1935. Studii caryo-systematice la genul *Pulmonaria* L., cu accentuarea morfologici chromosomilor si a meiosei. Sep. *Bul. Fac. Stiinte Cernăuti*, **9**, 46-122.

WILLKOMM, M. et LANGE, J., 1861-1880. *Prodromus Florae Hispanicae*, **1**.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

PLANCHE I

Photo. 1. — *Narcissus juncifolius* Lag. Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. Confronter avec la fig. 1 a. Navachine (Bruun); hématoxyline ferrique.

Photos. 2. 3 et 4. — *Narcissus tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl.). Plaques équatoriales dans des grains de pollen. Confronter les photos. 3 et 4 respectivement avec les figures 4 a et 5. Carmin-acétique.

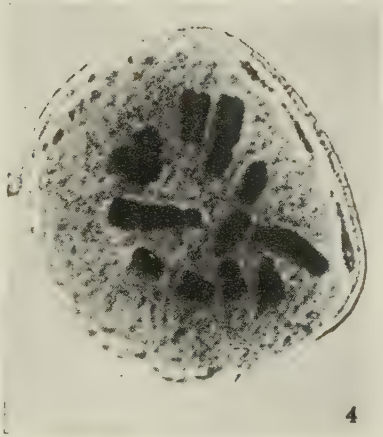
Photo. 5. — *Narcissus dubius* Gouan de Montagut, Tarragona. Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. Confronter avec la figure du texte 9. La Cour 2BE; violet de gentiane.

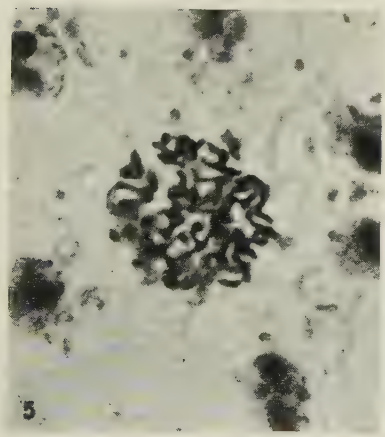
Photo. 6. — *Narcissus dubius* Gouan. Matériel du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Plaque équatoriale dans un grain de pollen. Confronter avec la figure du texte 10. Carnoy-carmin-acétique.

1

2

3


4


5

6

KARIOLOGISCHE STUDIEN BEI DEN ALOINAE II. DAS AUFTRETEN VON SPONTANEN MUTATIONEN UND DIE ENTSTEHUNG DER SAT-TYPEN. (1)

von

FLÁVIO RESENDE

(Mit 4 Textabbildungen)

Eingegangen am 20. Oktober 1937

INHALTS-VERZEICHNIS

SEITE

EINLEITUNG 119
MATERIAL UND METHODE 120
I — VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNG DES CHROMOSOMENSATZES INNERHALB DER ART 120
A. Ein Fall einer spontanen Translokation bei *Al. globuligemma*, P. Evans 120
B. Die Chromosomengarnituren bei 19 Keimlingen von *Al. Schlechteri*, Schoenland 123
C. Verschiedenheit des SAT-Typus innerhalb der Art 127
1. *Aloe striata*, Haw 127
2. *Aloe saponaria*, Haw. 129
3. *Aloe longibracteata*, P. Evans, und andere Arten. . . . 130
II — EIN NEUER TRABATENTYPUS 131
III — DAS GELEGENTLICHE AUFTRETEN VON SAT-EINSCHNÜRUNGEN 133
ZUSAMMENFASSUNG 135

EINLEITUNG

Die unerwartete Mannigfaltigkeit der Trabantentypen der *Aloinae* und die bei dieser Pflanzengruppe so oft vorkommenden chromosomalen Veränderungen, die durch Mixoploidie zum Ausdruck kamen (RESENDE 1937), haben mich zum Studium der Chromosomen innerhalb der Art und des Individuums veranlasst.

Damit hatte ich die Absicht, nicht nur die Häufigkeit der spontanen «Summation», sondern auch das wahrscheinliche Auftreten anderer chromosomaler Mutationen

(1) Êste trabalho foi subsidiado pelo Instituto para a Alta Cultura, Lisboa.

zu untersuchen. Nach der Ermittelung der 8-, 9-und 10--SAT-Typen (RESENDE 1937), die ich auf Translokationen zurückgeführt habe, hielt ich vor allem die direkte Feststellung solcher Mutationen bei den *Aloinae* für wünschenswert.

Die vorliegende Untersuchung zeigt, was ich bereits bei verhältnismässig wenig Material auf diesem Gebiet festgestellt habe.

MATERIAL UND METHODE

Das Material bestand aus über 100 Keimlingen von folgenden Arten: *Aloe globuligemma, Aloe saponaria, Aloe longibracteata, Al. sp. 6* (1), *Al. Greenii, Al. parvispina, Al. Schlechteri, Al. Bainesi* (?), *Haw. sp. 5* (1), *Al. saponaria* × *striata, Al. striata, Al. commutata, Gast. nitida, Gast. spiralis var. tortula.* Die angewandte Methode war ausschliesslich die Nucleal-Quetschmethode (HEITZ 1935).

I

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNG DES CHROMOSOMENSATZES INNERHALB DER ART.

A. Ein Fall einer spontanen Translokation bei *ALOE GLOBULIGEMMA*, p. evans

Die kariologische Untersuchung von 4 Keimlingen aus *Al. globuligemma* ergab bei 2 Wurzeln von einem (K. 4) (2) einen Chromosomensatz, der von dem Normalen abweicht. Während die übrigen Wurzeln dieses Keimlings — ferner die ganzen Wurzeln der anderen drei (K. 1, K. 2, K. 3) — die normale Chromosomengarnitur der *Aloinae* aufweisen (Abb. 1a, e), fand ich bei jenen 2 Wurzeln anstatt 8 gleich grosse Lk-Chomosomen (3) nur 6 und bei den übrigen 2 Abweichenden zeigte sich, dass das eine, das ich als L_1k bezeichne, zu gross, und das andere, das ich als lk bezeichne, zu klein, im Verhältnis mit den

(1) Diese Nummern folgen denjenigen der früheren Arbeit (Resende 1937).

(2) Dieses *K.* wird als Abkürzung von Keimling angewandt werden.

(3) Über die Bezeichnung der Chromosomen der *Aloinae* s. RESENDE 1937 *S.* 783 u. 787.

anderen übrigen 6 ist (Abb 1 b). Vollkommen eindeutig bemerkt man, dass das Stück, das bei dem Chromosom L_1k zuviel ist, genau so gross ist wie dasjenige, das bei lk fehlt. Es handelt sich also um den Fall einer einfachen (s. aber die Anm. 2 S. 122) Translokation: Das distale Stück (etwa die Hälfte des distalen Astes) eines Lk-SAT-Chromo-

Abb. 1. *Al. globuligemma* P. Evans. a) Anaphase einer normalen Wurzel. b, c und d) Anaphasen der murtierten Wurzeln (die Chromosomen, die die Translokation durchgeführt haben, sind schwarz gezeichnet). e) Metaphase aus einer normalen Wurzel (die 4 SAT-Chromosomen sind schwarz gezeichnet, bei einem sieht man klar die deutlichere Nicht-SAT-Einschnürung). Verg. Fluorit-Imm., Komp. OK 6. gezeichnet in Objekttischhöhe mit Zeichenapp.

soms ist auf ein Lk-Chromosom translociert, wodurch die L_1k-und lk-Chromosom entstanden sind (vgl. Abb. la mit b, c und d).

Ob dieser chimärische Zustand des Wurzelsystems bei dem oberen Teil dieser Pflanze wieder auftritt oder nicht, wird man erst später bei der Blütenuntersuchung erfahren

können. Die Individuum-Chimäre ist morphologisch von den anderen 3 nicht zu unterscheiden (1).

BRIDGE (1919, 1923) war der erste Forscher, der bei *Drosophila* von Überwanderungen von Chromosomenstücken von einer normalen zu einer anormalen Lage berichtet. Diese Veränderungen der Chromosomengarnitur hat er als «Translokationen» oder «Transpositionen» bezeichnet.

Später wurden diese Erscheinungen von anderen Forschern zytologischer Weise einwandfrei beobachtet: STERN (1926, 1927), bei *Drosophila*, NAWASCHIN (1931) bei *Crepis tectorum* und YAMAMOTO (1935) bei *Rumex acetosa* geben Fälle von spontanen einfachen Translokationen an. (2).

BELLING und BLAKESLEE (1924) entwickelten auf Grund genetischer Beobachtungen und Verhalten der Reduktionsteilungen bei *Datura stramonium* zum erstenmal die Hypothese des Vorhandenseins von reziproken Translokationen. Der zytologische Nachweis davon ist später von MC. CLINTOC (1930) bei *Zea mays* erbracht worden. Ferner haben verschiedene Autoren genetische Tatsachen und entsprechende Verhalten der Reduktionsteilungen auf reziproke Translokationen zurückgeführt (s. Lit. b. SHARP 1934 S. 329).

---

(1) Die Chromosomengarnitur dieser Art zeigt bei 2 SAT-Chromosomen eine distale Nicht-SAT-Einschnürung (Abb. 1a). Diese Einschnürungen sind vollkommen konstant. Bei einem Chromosom ist die betreffende aber viel deutlicher als bei seinem Partner. Daher sieht man die Undeutliche sehr selten; in der Metaphase ist sie nie gesehen worden (Abb. 1e). Diese Art ist von mir bereits auf Grund ungenauer Beobachtung des mit der deutlicheren Nicht-SAT--Einschnürung versehenen SAT-Chromosoms, als asymetrisch in bezug auf die Trabantengrösse gekennzeichnet worden (*Resende* 1937).

(2) Nach der Arbeit von BURNHAM (1932) über reziproke Translokationen bei *Zea mays* kann man, obwohl dem Blick eine Translokation als einfache erscheint, nie sicher behaupten, dass es sich einwandfrei um eine einfache Translokation handelt, ohne vorher die Paarung bei der R. T. beobachtet zu haben. Nur diese Ermittelung gibt Aufschluss, ob der Chromosom-«Empfänger» auch «Spender» von irgendwelchem geringen Chromatinpartikelchen war oder nicht. Daher gibt es bisher bei Pflanzen nur einen Fall, wo einwandfrei durch die Paarungsuntersuchung eine spontane einfache Translokation sicher nachgewiesen ist (*Yamamoto* 1935). Es ist daher selbstverständlich immer unmöglich zu unterscheiden, ob die Translokationen bei Chimären einfach oder reziproke sind.

Ausser diesen verhältnismässig seltenen spontanen Translokationen bzw. anderen spontanen Mutationen, hat man einen viel grösseren Prozentsatz davon durch X--Strahlungen, hohe Temperatur und das Veralten der Samen zum Ausdruck bringen können (Lit. b. SHARP 1934, KIRNOSSOVA 1936, TIMOFEEFF 1936, NAWASCHIN und CERASSIMOWA 1936).

B. Die Chromosomengarnitur bei 19 Keimlingen von *Al. Schlechteri*, Schoenland

Aus ausgesäten Samen von *Al. Schlechteri* wurden 19 Individuen zytologisch untersucht. Diese Art besitzt eine Chromosomengarnitur, die dem *Aloinae*-Grundtypus 1 angehört (RESENDE 1937, Tab. 2 S. 770). Die Untersuchung aber von 19 Keimlingen aus demselben Samengut zeigt in bezug auf die SAT-Chromosomen einige Abänderungen. Während 15 Keimlinge immer die 4 normalen SAT--Chromosomen aufweisen, weichen 4 dagegen ab (s. Tab. u. Abb. 2 S. 124): Bei dem K. 3 zeigten 16 untersuchte Wurzeln, dass einer der 4 Trabanten auffallend grösser ist als die anderen 3 übrigen (Abb. 2b); weitere 10 untersuchte Wurzeln aus den K. 2 zeigen, dass eines der 4 SAT-Chromosomen einen kleineren Trabanten und kürzeren Faden als die anderen 3 besitzt (Abb. 2c); 3 Wurzeln aus den K. 6 zeigen ausser 3 normalen SAT-Chromosomen noch ein abweichendes 4., dessen Trabant proximal anstatt distal sitzt (Abb. 2f) und 14 Wurzeln des K. 13 weisen anstatt 4 nur 3 SAT-Chromosomen auf und zeigen ferner bei einem von diesen 3 SAT-Chromosomen einen Trabanten, der sehr klein ist mit kurzem Faden. *Diese Beobachtungen bettreffs Lage, Zahl und Fadengrösse der Trabanten wurden durch die Nukleolenlage, -Zahl und-Grösse bestätigt.* Die kurzfädigen und kleinen Trabanten des K. 2 und K. 13 wurden in der Metaphase nie gesehen (Abb. 2 d u. g).

Die gesamten Wurzeln von allen Individuen wurden zytologisch untersucht.

Die vier besprochenen Keimlinge zeigen keine phänotypische Veränderungen von den anderen übrigen auf.

Unter den vielen Mitosen, die bei dem K. 2 auf der

Abb. 2. *Aloe Schlechteri* Schoenland. a) Metaphase aus dem K. 5, (allgemeines Bild, das für 15 Keiml. gild, s. tabe.). b) Metaphase aus dem K. 3. c) Anaphase aus dem K. 2, an der die 4 Trabanten zu sehen sind. d) Metaphase von K. 2, an der nur 3 Trabanten sichtbar sind. e) Metaphase von K. 2 an der ein auffällig grosser Trabant zu sehen ist. f) Metaphase aus K. 6 (drei Trabanten distal u. einer proximal). g und h) Metaphase u. Anaphase aus K. 13; in der Metaphase sind nur 2 Trabanten zu sehen, während in der Anaphase man die 3 Trabanten (2 grössere und ein kleinerer) sieht. Verg. wie Abb. 1.

Suche nach dem kleinen Trabanten beobacht werden mussten, sah ich einmal merkwürdigerweise eine Metaphase, an der ausser den 3 regelmässigen Grosstrabanten noch ein sehr grosser mit sehr deutlichen Fäden zu sehen war (Abb. 2 e). Für das Zustandekommen von dieser Erscheinung kann man an eine Translokation denken, durch welche der oben erwähnte Kleine Trabant die Grösse dieses Abweichenden erhielt (1) (NAWASCHIN und CERASSIMOWA 1936 Abb. 24 e berichten bei *Crepis* von so einem Fall, den sie ebenfalls auf Translokation zurückführen). Es könnte aber auch eine Inversion am Ende des SAT-Chromosoms mit dem kleinen Trabanten sein (vlg. auch NAW. und CERASS. l. c.).

Wie diese einmal beobachtete somatische chromosomale-Mutation bei dem K. 2 uns einen ungewöhnlich grossen Trabanten zeigte, muss auch eine ähnliche Mutation, in den Keimzellen bei dem Individuum 3 (s. o. und Abb. 2 b) die Ursache sein, wodurch das ganze Gewebe dieses Individuums (allerdings wurde bis jetzt nur das Wurzelsystem untersucht) in bezug auf die Grösse der Trabanten bei einem SAT-Chromosomenpaar asymetrisch wurde.

Ebenfalls durch die Beobachtung einer chromosomalen Mutation bei einer ganzen Wurzel von *Gast. maculata*, die im Verschwinden eines Trabanten besteht, kam ich bereits (RESENDE 1937 S. 784) zu einer Vorstellung, wie einige der Trabantentypen der *Aloinae* (nämlich diejenigen, an denen die Trabanten weniger als 4 sind) entstanden sein mögen.

Das Auftreten des Trabantenbildes von dem K. 13 bestätigt diese Vorstellung: Das regelmässige Auftreten von nur 3 Trabanten bei einem Individuum einer Art, die normalerweise 4 besitzt, muss durch eine chromosomale Mutation der Keimzellen (ähnlich derjenigen von *Gast. maculata* bei somatischem Gewebe) hervorgerufen sein (2).

---

(1) Dieses aus dem normalen abweichende *nur bei einer Mitose* beobachte Aussehen des Chromosomensatzes weist darauf hin, dass bei einem normalen Gewebe gelegentlich vorübergehende chimärische Zustände vorkommen Können, die unerklärlich bleiben.

(2) Da die Fremdbestäubung bei den *Aloinae* so oft vorkommt, könnte

Hier ging aber noch die Mutation weiter als bei der Wurzel von *Gast. maculata,* denn ausser dem Verschwinden eines Trabanten ist bei einem anderen SAT-Chromosom der Faden verkürzt.

Die Verlagerung des Trabanten in den drei Wurzeln des K. 6 ist nicht anders zu erklären als als ein Resultat einer Translokation des Trabanten, mit oder ohne Chromosomenstück, von einer distalen zu einer proximalen Lage in den Keimzellen (vgl. NAWASCHIN u. GERASSIMOWA 1936 bei *Crepis*). Diese Feststellung ist bemerkenswert. Sie ist fast die direkte Bestätigung der über die Entstehung der 8-, 9- und 10- SAT-Typen entwickelten Vorstellung (RESENDE 1937 S. 787).

* * *

Die einwandfreie Feststellung einer spontanen Translokation bei *Al. globuligemma* ebenso wie das Auftreten der mutierten Gewebe der vier (s. o.) Individuen von *Al. Schlechteri,* deren Mutationen aus Zunahme und Abnahme der Grösse des Trabanten und ferner aus Verkürzung des Fadens, Verschwinden und Translokation der Trabanten bestehen (s. Abb. 2), erklärt nicht nur das Zustandekommen der Asymetrie bei den *Aloinae* (RESENDE 1937 S. 784) sondern auch die Entstehung aller *Aloinae*-Trabanten--typen (RESENDE 1937 Tabelle 2) d*urch die in Keimzellen auftretenden Mutationen des SAT-Typus 1 und nachfolgende Aufmendelung und Kreuzung;* sogar für die Verkürzung des Fadens, für deren Erklärung ich nur an eine Dif.- Amphiplastie im erweiterten Sinn gedacht habe (RESENDE 1937 S. 785).

---

man immerhin denken, es sei dieses Individuum das Resultat der Verschmelzung eines Pollenkornes einer anderen Pflanze mit entsprechendem SAT-Chromosomentyp. Dieses Individuum weicht aber von den anderen in der Morphologie nicht ab, daher musste dann die Vater-Pflanze derselben Art angehören und zuerst die Mutation durchgeführt haben. Es kann auch der Fall einer differentiellen Amphiplastie sein, wenn solche Erscheinungen bei der Kreuzung unter verschiedenen Individuen innerhalb derselben Art vorkommen können, was aber bisher noch nicht festgestellt wurde.

C. VERSCHIEDENHEIT DES SAT-TYPUS INNERHALB DER ART. DEI CROMOSOMENGARNITUREN BEI VERSCHIEDENEN INDIVIDUEN EINIGER ARTEN AUS DEM § *SAPONARIAE.*

1. *Aloe striata*, Haw.

Besondere Besprechung verdienen die Verhältnisse, die ich bei 4 ausgewachsenen Individuen von *Al. striata* beobachtete: Während die unten (s. S. 129 u. 130) angegebenen Keimlinge (*Al. saponaria* und *Al. longibracteata*) schon von der reinen Morphologie der Blätter aus gesehen etwas voneinander abweichen, *sind diese 4 Individuen vollkommen gleich untereinander und sicher reine Aloe striata*-Typen (diese Art ist so leicht zu bestimmen, dass schon die Blätter--Morphologie allein genügt, um sie innerhalb des § *Saponariae* mit Sicherheit zu charakterisieren. — s. BERGER 1907 S. 192). Gegen alle Erwartung zeigen jedoch diese 4 Individuen drei verschiedene Trabantentypen (1, 6, 10 — s. Tab.). Da die Abstammung dieser Individuen, ihrer vollkommenen Gleichheit halber, die Annahme von Bastardierung nicht zulässt, muss man denken, dass innerhalb dieser Art irgendwie eine chromosomale Veränderung stattgefunden hat, (Translokation des Trabanten) (1) wodurch eine in Bezug auf die Trabanten heterozygotische Form entstanden ist,

(1) Diese kleine Veränderung der Chromosomengarnitur, die bei einer Form mit dem 1-SAT-Typus durch die Translokation des Trabanten von einem Lk-SAT-Chromosom zu einem k-Chromosom hervorgerufen würde, hätte eine doppelte Heterozygotie verursacht, deren Aufmendelung in der F1 Generation aus neun SAT-Typen bestehen musste. Von diesen neun Typen sind bereits innerhalb des § *Saponariae* sechs ermittelt worden (1, 5, 6, 8, 9, 10 s. S 129 u. 130). Die übrigen drei Typen müssten der Voraussicht nach mit Sicherheit folgende Konstitution zeigen: vier Lk-SAT-Chromosomen und ein k-SAT-Chromosom; drei Lk-SAT-Chromosomen und zwei k-SAT-Chromosomen; vier Lk-SAT-Chromosomen und zwei k-SAT-Chromosomen. Diese drei Typen sind aber bisher weder bei jenem Paragraphen, noch bei den übrigen *Aloinae* beobachtet worden. Ob dieses Nichtauftreten dieser Typen auf den Zufall oder auf eine Inkompatibilität des *Aloinae*-Kerns mit dem Vorhandensein von mehr als vier SAT-Chromosomen bei dem diploiden Zustand zurückzuführen ist, bleibt zu entscheiden.

Durch Translokationen hervorgerufene Heterozygotie und die betreffende Aufmendelung wurden bereits von verschiedenen Autoren bei *Drosophila* und bei Pflanzen (SANSOME 1933 bei *Pisum* und YAMAMOTO 1935, 1936 bei Rumex) festgestellt.

deren Aufmendelung das Auftreten von verschiedenen SAT-Typen hervorrief. Diese Translokation musste auch den Gen-Bestand nicht geändert haben (über den Wert der Translokationen für die genetischen Veränderungen s. NAVASCHIN u. GERASSIMOWA 1936 u. S. 126).

Für diese Annahme spricht erstens die Tatsache, dass Arten mit k-SAT-Chromosomen bei den *Aloinae* bisher nur in geringer Zahl, im Vergleich mit der Zahl der Gesamtarten mit nur Lk-SAT-Chromosomen, vorhanden sind, zweitens die ermittelten Verhältnisse bei *Aloe globuligemma und Schlechteri,* (s. S. 120 und S. 126), die einwandfrei zeigten, dass spontane Translokationen bei den *Aloinae* vorkommen.

Da *Al. striata* die *Aloinae*-Art ist, die am leichtesten bastardiert (s. BERGER S. 19 und 193), hätte sie durch Hybridismus auf die anderen Arten das bei ihr entstandene k-SAT-Chromosom übertragen. Dafür sprechen die Befunde bei *Aloe* × *Schimperi* und bei *Al. striata* × *saponaria* (1) (beide Bartarde von *Al. striata*) von dem k-SAT--Chromosom.

Gegen diese Vorstellung spricht aber das Auftreten von proximalen Trabanten bei anderen untersuchten Arten (2), die mit *Al. striata* kaum Verbindung haben können. Man kann schwer annehmen, dass ein k-SAT--Chromosom von *Al. striata* auf die Gattung *Chamaealoe* z. B. übertragen worden sei. Es muss daher angenommen werden, dass jene Translokation (immer jedoch zwischen einem Lk-SAT-Chromosom und einem k-Chromosom) wiederum bei verschiedenen Arten der *Aloinae* vorgekommen ist, was nicht wahrscheinlich ist, oder, dass sie sich einmal sehr früh in der Phylogenie dieser Pflanzen ereignet hat und, dass die Bastardierung Arten mit k-SAT-Chro-

---

(1) Es ist auch anzunehmen, dass die als Al. *saponaria* und *longibracteata* untersuchten Arten, ebenso wie die anderen Arten des § *Saponariae* leichte Verbindungen mit *Al. striata* haben. Bei dem § *Saponariae* sind die Arten sehr ähnlich und bastardieren sehr leicht miteinander, besonders mit *Al. striata* (s. Berger 1907).

(2) *Al. laxiflora, tenuior* und *striatula* (RESENDE 1937); *Chamaealoe orientale* PER. (RESENDE unveröffentlicht).

mosomen hervorrief, die durch die phylogenetische Entwicklung voneinander abwichen und heute systematisch getrennt vorkommen.

2. *Aloe saponaria* Haw.

Die Untersuchung von 24 Keimlingen dieser Art ergab auch unerwarteterweise 5 verschiedene Trabantentypen (s. Tab. S. 130): acht Keimlinge weisen den Typ 6, zwei den Typ 9, fünf den Typ 8, drei den Typ 5, sechs den Typ 10 auf (s. RESENDE 1937 Tab. 2 S. 770). Alle diese Keimlinge zeigen in der äusseren Morphologie im Gegensatz zu den 4 von *Al. globuligemma*, den 19 von *Al. Schlechteri* und den 4 von *Al. striata* keine absolute Homogenität untereinander. Man bemerkt Unterschiede bei der Blattform, der Blattstreifung und den Blattflecken, sowie den Stacheln. *Zwischen den Trabantentypen und dieser Morphologieveränderung jedoch besteht kein Zusammenhang.* Die 24 Keimlinge stammen alle aus demselben Samengut, das ich aus Port Elisabeth unter dem Namen von *Al. saponaria* bekam. Die Ursache dieser mannigfaltigen Trabantentypen ist hier selbstverständlich auf Bastardierung unter Formen mit verschiedenen Trabantentypen oder auf die Aufmendelung einer in bezug auf die Trabanten heterozigotischen Art mit Selbst-und Fremdbestäubung zurückzuführen. Man kann ihre Entstehung einfacherweise folgendermassen erklären: die Pflanzen, die die Samen ansetzten, aus denen wiederum die besprochenen Keimlinge entstanden sind, besassen 2 Lk- und 1 k-SAT-Chromosomen, (über die mögliche Entstehung dieses Chromosoms s. S. 127 u. 128). Die F_1 bei solchen Monohybriden würde aus 3 SAT-Typen (6, 9 und 10, s. Tab.) bestehen. Um die Entstehung der übrigen 2 SAT-Typen zu erklären, braucht man nur anzunehmen, dass ausser der Selbstbestäubung noch Fremdbestäubung (1) stattfand. Die fremden Pollen mussten aus einer Pflanze mit dem 1-oder 5-SAT-Typus stammen. Diese Fremdbestäubung unter nahe verwandten Arten, bzw

(1) Über das leichte Auftreten von Fremdbestäubung innerhalb der Art und sogar der Gattung bei den *Aloinae* siehe *Berger* (1907), *Herre* (1937), *v. Poellnitz* (1937), und *Reynolds* (1935).

Rassen, erklärt die beobachtete morphologische Verschiedenheit der Keimlinge (s. o.).

3. *Aloe longibracteata* P. Evans und andere Arten.

23 Keimlinge, die aus Samen entstanden sind, die unter dem Namen *Aloe longibracteata* aus Port Elisabeth gekommen sind, ergaben bei den zytologischen Untersuchungen ebenfalls wie bei *Aloe saponaria* verschiedene Trabanten-

TABELLE (1)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Abb. 2b	Abb. 2c	Abb. 2f	Abb. 2h
Al. globuligemma, P. Evans.	4														
» *Schlechteri* Schoenland.	15											1	1	1	1
» *saponaria* Haw.. . . .					3	8		5	2	6					
» *longibracteata* P. Evans.	6				8			3	2	4					
» *Greenii* Bak.					4										
» *saponaria* × *striata* . .						1				2					
» *striata* Haw	1					2				1					
» *commutata* Todaro . .									2						
» *parvispina* Schoenland.					4										
» *sp.* 6					7										
» *Bainesii* Dyer?											1				
Haw. sp. 5.			10												
Gast. nitida Haw					2										
» *spiralis* var. *tortula* .	3														

(1) Diese Tabelle ist mit Zuhilfenahme der Tabelle 2 der I. Arbeit (RESENDE 1937) und den Abbildungen 2 und 3 abzulesen.

Die Ziffern, die in wagerechter Linie angeordnet sind (1, 2, usw) bezeichnen die verschiedene SAT-Typen der *Aloinae*. Sie sind die Nummern der verschiedenen Schematum der Tab. 2 der I. Arbeit.

Die Ziffern, die unter jeder Schemanummer stehen, zeigen die Anzahl der Individuen, die bei der betreffenden untersuchten Art, deren Name links steht, das SAT-Bild besitzen, das mit der darauf stehenden Nummer bezeichnet wird.

-Typen (s. Tab.). Im Gegensatz aber zu *Aloe saponaria* zeigen hier die Keimlinge, die *einem bestimmten Trabantentypus angehören (1-Typ), eine bestimmte äussere Morphologie.* Das Zustandekommen dieser Mannigfaltigkeit der SAT-Typen (1) kann auch hier durch Selbst-und Fremdbestäubung unter heterozygotischen Arten erklärt werden.

Ausser den bisher besprochenen Arten wurden noch weitere untersucht (Siehe die Ergebnisse in der Tabelle).

II

EIN NEUER TRABANTENTYPUS

Die zytologische Untersuchung des Wurzelsystems eines Stecklings, den der Hamburgische Botanische Garten aus Port Elisabeth bekam, unter dem Namen *Al. Bainesii,* (2) ergab ein bisher neues Trabantenbild für die *Aloinae.* Wie die Abb. 3 zeigt, sind bei dieser Art keine Lk-SAT--Chromosomen vorhanden, dagegen besitzt sie 2 k-SAT--Chromosomen. Das Nukleolenbild steht in Uebereinstimmung damit (Abb 3 a).

Nach der Feststellung von einem Individuum mit solchem SAT-Typus kann man *einfach durch Bastardierung* nicht nur die Entstehung der Typen 5, 6, 8, 9 und

---

(1) Selbstverständlich wurden hier, ebenso wie bei *Al. saponaria* u. *striata*, die SAT-Typen durch die Nucleolen-Zahl und-Lage bestätigt.

(2) Dieser Steckling kann jedoch kaum *Aloe Bainesii* sein. In dem Hamburgischen Botanischen Garten gab es bereits verschiedene Individuen, die als *Al. Bainesii* betrachtet werden. Diese wiederum sind nur 7 Jahre alt und daher unmöglich genau zu bestimmen, denn diese Pflanzen sind grosse Bäume mit sehr langer Entwicklung. Die Blattmorphologie jedoch stimmt mit der von Berger beschriebenen überein. Der jetzt in Frage stehende aus Afrika gekommene Steckling zeigt schon eine Blattmorphologie, die der von *Al. Bainesii* in keiner Weise gleicht.

10 (1) erklären (gerade die Typen, die die 24 Keimlinge von *Al. saponaria* aufweisen, s. S. 129), sondern auch die Entstehung von Arten mit fünf, sechs, drei (heterozygo-

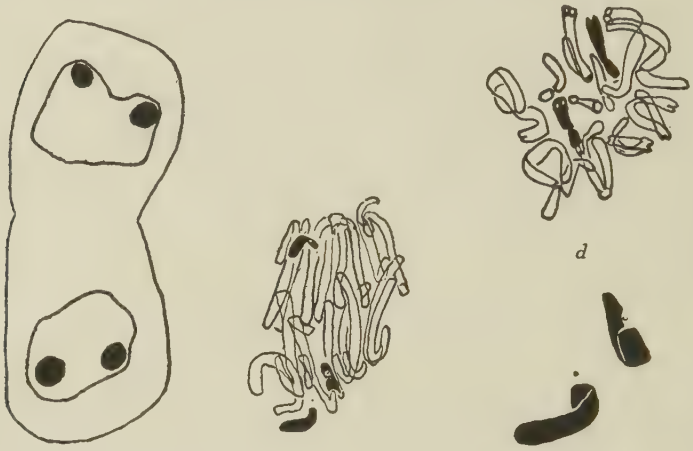


Abb. 3. *Al. Bainesii* (?). a) Gegenüberliegende Schwesterkerne, die die proximale Lage der beiden Nucleolen zeigen. b) Anaphase an der die beiden SAT-Chromosomen schwarz gezeichnet sind. c) Die beiden SAT-Chromosomen allein wiedergegeben. d) Metaphase; die SAT-Chromosomen schwarz gezeichnet. Verg. a, b und d wie Abb 1, c mit der Ok. 12.

tische Arten mit einem Lk- und zwei k-SAT-Chromsomen), zwei (heterozygotische Arten mit einem Lk- und einem k-SAT-Chromsomen), einem SAT-Chromosom (entweder

(1) Bei der Richtigkeit dieser Vorstellung muss man den Fall *Al. striata* so erklären: Diese Art besässe ursprünglich mur den 1-SAT-Typus (Tab.), durch Kreuzung mit anderen, die das k-SAT-Chromosom besassen, bekam sie dieses Chromosom. Wiederholte Rückkreuzung mit wiederum reiner *Al. striata* würde allmählich das fremde Genom ausmerzen. Wenn diese Ausmerzung sich so vollziehen könnte, dass von dem fremden Genom nur ein k-SAT-Chromosom vorhanden bliebe, wäre schon die Morphologie der Pflanze übereinstimmend mit der ganz reinen *Al. striata*, wenigstens soweit man es systematisch feststellen kann. Das ist leicht anzunehmen, denn der Gen-Bestand bei diesem k-SAT-Chromosom soll gering sein und ausserdem kann es besonders Gen-arm sein. Für die Entscheidung der beiden Vorstellungen über die Verschiedenheit des SAT-Typus bei *Al. striata* kann das Studium der R. T. bei gewissen heterozigotischen Pflanzen das Urteil fällen.

Lk-SAT-Chromoson wie bei *Al. Commelinii* — s. RESENDE 1937 S. 773 — oder ein k-SAT-Chromosom) und Arten ohne SAT-Chromosomen voraussehen, wie man durch einfache Ueberlegungen feststellen kann.

Solange aber nur ein Individuum unter so vielen bis jetzt untersuchten *Aloinae*-Arten jenen Trabantentypus zeigt, den ich als Typus 11 bezeichne (s. Tab.), kann man nicht sicher sagen, ob er ursprünglich ist oder bereits das Ergebnis von Translokationen mit nachfolgender Aufmendlung.

III

DAS GELEGENTLICHE AUFTRETEN VON SAT-EINSCHNÜRUNGEN

Wie ohne weiteres zu verstehen ist, sind die proximalen Trabanten bei den *Aloinae* nicht so leicht zu ermitteln wie die distalen. Daher habe ich bei der sogenanten *Aloe Bainesii* lange nach einer Mitose gesucht, wo ich zugleich die beiden SAT-Chromosomen sehen hönnte. Unter den vielen Mitosen, die ich deshalb beobachtet habe, fand ich

Abb. 4. *Al. Bainesii* (?). Anaphase, zeigend eine gelegentlich gute differenzierte SAT--Einschnürung. Verg. wie Abb 1.

eine (Abb. 4), wo eines der Lk-Chromosomen eine eindeutige Sekundäreinschnürung mit sehr deutlichen SAT-Fäden aufwies (1). Die Erklärung von dieser Differenzierung, nur

(1) Nach dieser Feststellung hat man eine andere Erklärungsmöglichkeit für das Entstehen des grossen Trabanten bei *Al. Schlechteri* Nr. 2 (Abb 2 e). Es kann sein, dass es sich hier nur um eine einmalige irgendwie differenzierte SAT-Einschnürung handelt.

feststellbar bei einer unter hundert Mitosen von dieser Art, ist genau so rätselhaft wie das Auftreten von einem überzähligen Trabanten, den ich bei *Haworthia rigida* und *Al. madecassa* festgestellt habe. (RESENDE 1937 S. 775). Diese Art zeigt auch (sogar 2 Fälle in der Nähe jener Mitose) überzählige Ausnahmenukleolen (s. RESENDE 1937 S. 773). Ihre Entstehung ist natürlich auf solche seltenen differenzierten SAT-Einschnürungen zurückzuführen (1).

---

(1) Während bei den *Aloinae* ausser bei diesen drei Mitosen — beobachtete bei je drei verschiedenen Arten — niemals auffällig Chromosomensatz-Veränderungen (die nicht als unter der Variabilitätskurve enthalten zu betrachten sind) in bezug auf die Trabanten innerhalb eines Individuums beobachtet wurden (vgl. auch M. NAWASCHIN 1926 bei *Crepis*, S. NAWASCHIN 1927 bei *Galtonia*, BABCOCK und CAMERON 1934 bei *Crepis*, GOODSPEED 1934 bei *Nicotiana*, Mc GULLAGH 1934 bei *Plantago*, BERGMAN 1935 bei *Leontodon* u. a.), berichten GEITLER (1929) bei *Crepis* und FERNANDES (1935) bei *Narcissus* von solchen Schwankungen in bezug auf die Trabanten-Zahl,-Grösse, und -Fäden, die nicht unter der Grenze der Variabilitätskurven betrachtet werden können. Ferner gibt FERNANDES (1935 und 1936) noch an, dass die Trabantentypen innerhalb der Art von Indiviuum zu Individuum *(Narcissus reflexus* und *N. triandrus)* verschieden sind (die Zahl der Trabanten schwankt von zwei bis fünf je nach dem Individuum). Bei *Leontodon autumnalis* geben NAWASCHIN (1916) und MEYER (1925) nur zwei SAT-Chromosomen an, während BERGMAN (1935) bei derselben Art drei Trabanten fand (diese letzte Trabantenzahl bei *L. autumnalis* wurde durch die Nucleolenbeobachtung von mir bestätigt, und zwar bei Keimlingen, die aus Samen entstanden, für deren Zusendung ich Herrn DR. BERGMAN danke).

Wenn jene Ermittelungen bei *Narcissus* und die frühere bei *Leontodon* (NAWASCHIN und MEYER) sich durch die Beobachtung der Nucleolenzahl bestätigen lassen und nicht auf das (so oft in der Literatur angeführte) Uebersehen von Trabanten zurückzuführen sind, gleichen sie meiner Feststellung bei *Al. striata* und finden dieselben Erklärungen (s. S. 127 und S. 128).

Die Ermittelungen von auffallenden Verschiedenheiten bei den Trabanten innerhalb eines Individuums, wovon bisher in der Literatur nur diejenigen oben genannten vereinzelten Fälle bekannt sind, sind dadurch zu erklären, dass die betreffenden untersuchten Wurzeln aus Samen entstanden, die irgendwie (Veraltung, hohe Temperaturen, Strahlungen, usw, — NAWASCHIN u. GERACIMOWA 1936) zu der Bildung verwirrender chimärischer Gewebe Anlass gaben. Dass eine andere Chromosomenänderung, ausser bei den Trabanten, nicht ermittelt wurde, ist darauf zurückzuführen, dass die gleichen Veränderungen bei den Trabanten viel leichter zu bemerken sind als bei den Chromosomen. GEITLER selbst beobachtete bei *Galt. candicans* absolute Konstanz der Trabanten (s. l. c. S. 292 Anm. 1.) im Gegensatz zu seiner Beobachtung bei *C. blattarioides*..

ZUSAMMENFASSUNG.

a) Bei zwei Wurzeln von einem aus 4 untersuchten Keimlingen von *Al. globuligemma* wurde eine einwandfreie spontane Translokation eines distalen Stückes eines Lk-SAT-Chromosoms auf dem distalen Ende eines Lk--Chromosoms festgestellt. (s. S. 120)

b) Bei *Al. Schlechteri* wurden spontane Chromosomale Mutationen ermittelt, die aus Zu-und Abnahme der Trabantengrösse, Verkürzung des Fadens und Verschwinden und Translokation der Trabanten, bestehen (s. S. 123 u. Abb. 2).

c) Fünf Trabantentypen (s. S. 130. Tab.), die ich bereits bei verschiedenen Arten der *Aloinae* gefunden hatte (s. RESENDE 1937 Tab. 2), wurden jetzt *nur innerhalb einer Art* beobachtet (*Al. saponaria*, s. S. 129, s. auch *Al. striata* S. 127). Ihre Entstehung wurde auf die Aufmendelung einer durch eine Translokation in Bezug auf die Trabanten heterozygotisch gewordenen Form (s. S. 127 Anm.) oder auf Bastardierung unter Formen mit distalen und proximalen Trabanten zurückgeführt (s. S. 131 u. 132 Anm).

d) Diese Ermittelung bei *Al. saponaria* zusammen mit den bei *Al. globuligemma* und *Al. Schlechteri* festgestellten Mutationen bestätigen die Vorstellung, die die Entstehung *aller bisher beobachteten Aloinae-Trabanten-Typen* auf die in den Keimzellen auftretenden Mutationen des 1-SAT--Typus und nachfolgende Aufmendelung und Kreuzung zurückgeführt hat (s. RESENDE 1937 S. 784-788, Tab. 2. und hier S. 130 Tabelle).

e) Bei einer *Aloe*-Art wurde ein neuer homozygotischer Trabantentypus für die *Aloinae* festgestellt. (s. S. 131)

f) Bei dieser *Aloe*-Art wurde einmal eine gelegentliche Differenzierung einer SAT-Einschnürung beobachtet (s. S. 133).

Diese Arbeit wurde in dem «Institut für Allgemeine Botanik» in Hamburg ausgeführt.

Herrn *Prof. Dr. H. Winkler* danke ich für die Liebens-

würdigkeit, mir einen Arbeitsplatz in seinem Institut überlassen zu haben.

Herrn Prof. Dr. E. Heitz danke ich für die Ratschläge, die er mir zukommen liess.

Pôrto, den 30. September 1937.

LITERATURVERZEICHNIS

BABCOCK, E. B. and D. R. CAMERON: Chromosomes and phylogeny in *Crepis*-II The relationships of one hundred eight epecies. Univ. California Publ. Agricult. Ac. 6 (1934).

BERGER, A. *Liliaceae Arphodeloideae Aloineae*. Pflanzenreich 38 (1907).

BERGMAN, B. Cytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Leontodon* und *Picris*. Sv. bot. Tidskr. 29 (1935).

BELLING, J. und A. F. BLAKESLEE 1924 (nach SHARP).

BRIDGE, C. B. The developmental stages at which mutations occur in the germ tract. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 17 (1919).

—— Aberrations in chromosomal materials. Eugenics, genetics and the family 1 (1923).

BURNHAM, C. R. An interchange in maize giving low eterility and chain configurations, Proc. nat. acad. sci. 18 (1932).

FERNANDES, A. Les satellites chez *Narcissus reflexus* Brot. et *N. triandrus* L. I Les satellites des metaphases somatiques. Bol. Soc. Brot. (Coimbra), II s. 10 (1935).

—— Les satellites chez les *Narcisses*. II Les satellites pendant la mitose. Bol. Soc. Brot. (Coimbra) II s. 11 (1936).

GEITLER, L. Zur Cytologie von *Crepis*. Z. f. Zellf. und mic. Anat. 9 (1929).

GOODSPEED, H. Nicotiana Phylesis in the Light of Chromosome number, morphology and behaviour. Univ. Calif. Publ. Bot. 17 N: 13 (1934).

HEITZ, E. Die Nucleal — Quetschmethode. Ber. d. Bot. Ges. 53 (1935).

HERRE, H. Ein *Aloe*-Naturbastard. Kakteenkunde VII. Heft (1937).

KIRNOSSOVA, L. Der Einfluss hoher Temperatur auf das Mutieren der ruhenden Embryonen von Crepis tectorum L. bei konstanter Feuchtigkeit. Planta (Berl.) 25 (1936).

Mc. CLINTOCK, B. A cytological demonstration of the location of an interchange between two non-homologous chromosomes of Zea mays. Proc. nat. acad. sci 16 (1930).

MEYER, K. Über die Entwicklung des Pollens bei Leontodon autumnalis L. Ber. d. Bot. Ges. Bd 43. (1925).

NAWASCHIN, M. Un cas d'assymmétrie nucleaire chez les Composées Journ. Soc. Bot. Russ I. (1916).

—— M. Spontaneous chromosome alterations in Crepis tectorum L. Univ. Calif. Publ. Agric. Sci. Vol. 6 n.º 7. (1931).

NAWASCHIN, M. and H. GERASSIMOWA. Natur und Ursachen der Mutationen I. und II. Cytologia 7, N.° 3/4 (1936).

—— S. Zellkerndimorphismus bei *Galtonia candicans* Des. und einigen verwandten Monocotylen Ber. d. Bot. Ges. 45 (1927).

POELLNITZ, K. von. Eine seltene *Gasteria*-Art. Kakteen u. anderen Sukkulenten (Berl.) H. 8 (1937).

RESENDE, F. Über die Ubiquität der SAT-Chromosomen bei den Blütenpflanzen. Planta (Berl.) 26 (1937).

REYNOLDS, G. W. Journal of the Botanical Soc. of South-Afrika Part XXI (1935).

SANSOME, E. R.: Segmental interchange in *Pisum* II. Cytologia 5 (1933).

SHARP, L. W.: Introduction to Cytology. New York und London (1934).

STERN, C. Die genetische Analyse der Chromosomen. Naturwiss. 15 (1927).

TIMOFÈEFF — Ressovsky. Mutationsforschung in der Vererbungslehre. (1936).

YAMAMOTO, Y Karyogenetische Untersuchungen bei der Gattung *Rumex* IV. Ein Fall von einfacher Translokation bei *Rumex acetosa* L. Cytologia 6 (1935).

—— Ditto V. Nachkommenschaft der in bezug auf eine einfache Translokation heterozygotischer Pflanzen bei *Rumex acetosa* L. Jap. Journ. of Bot. Vol. 8 N.° 3 (1936).

NACHTRAG

Vor kurzem bekam ich eine Arbeit von SATÔ (Cytologia, FUJII-Jubiläumsband I. Teil 1937), worin über karyologische Veränderungen bei 2 *Aloinae*-Arten berichtet wird, die sehr wahrscheinlich auf Translokation zurückgeführt werden können. Ferner fand SATÔ k-SAT-Chromosomen bei folgenden Arten und nur bei diesen: *Al. striata*, *Al.* × *Schimpari*, *Al.* × *Bortiana*, *Al.* × *Paxii*, *Al. saponaria* und *Al. latifolia*. Alle diese Arten gehören dem § *Saponariae* an und drei von ihnen sind sogar bekannte Bastarde von *Al. striata*. Diese Ermittelungen sind also ein weiterer Beitrag für die Bestätigung meiner Vorstellung über das Entstehen des k-SAT-Chromosoms bei *Al. striata* (s. S. 128).

LES SATELLITES CHEZ LES NARCISSES

III — LA NATURE DU FILAMENT

par

ABÍLIO FERNANDES

(Institut Botanique de l'Université de Coimbra)

Reçu le 5 Novembre, 1937.

INTRODUCTION

DANS son remarquable travail «Die Ursache der gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grösse pflanzlicher Nukleolen», HEITZ (1931) s'efforce de préciser la nature du filament (= constriction nucléolaire) des chromosomes satellitifères. L'auteur, ayant constaté que ces filaments n'étaient pas mis en évidence par la réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck, a été conduit à conclure qu'il existe, chez les chromosomes nucléolaires, une certaine région (filament du satellite), extrêmement pauvre en acide thymonucléique, ou même entièrement dépourvue de cet acide (voir *l. c.*, p. 811 et 812), dans laquelle le nucléole, dépourvu lui aussi d'acide thymonucléique, prend son origine. Pour cette raison, HEITZ désigne les chromosomes nucléolaires sous le nom de «SAT-Chromosomen», c'est à dire, chromosomes possesseurs d'un filament Sine Acido Thymonucleinico.

Dans un travail antérieur (FERNANDES, 1936) sur le comportement des satellites pendant la mitose, nous avons réussi à mettre en évidence les filaments satellitifères dans quelques figures de prophase. En étudiant ces figures, sur des préparations obtenues à l'aide du carmin-acétique, nous avons remarqué que le filament présentait une coloration plus intense que celle du nucléole, semblable à celle du satellite et de l'extrémité hétérochromatique du chromosome. Cette observation nous a donc montré que, tout au moins chez *Narcissus reflexus* où cette constatation a été

faite, le filament est chromatique et doit posséder la même constitution que le satellite et l'extrémité hétérochromatique du chromosome, puisqu'il offre, avec le carmin-acétique, la même réaction de coloration.

Plus récemment, RESENDE (1937), travaillant intensivement avec la «Nukleal-Quetschmethode» de HEITZ, signale qu'il a obtenu parfois des réactions nucléales positives.

Comme nos observations et la constatation de RESENDE semblaient mettre en doute l'exactitude de la généralisation de HEITZ, quant à la nature du filament satellitifère, nous nous sommes décidé à appliquer les méthodes de coloration de Feulgen-Rossenbeck à notre matériel, dans le but de contribuer ainsi à l'éclaircissement de ce problème.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Nos observations ont porté sur des méristèmes radiculaires et sur des anthères, avec grains de pollen dans la première division, de quelques espèces du genre *Narcissus*. Ces espèces sont mentionnées ci-dessous, dans la description des observations.

Comme fixateurs, nous avons employé les liquides suivants:

Carnoy:

Alcool absolu	3 parties
Acide acétique cristallisable .	1 partie

Navachine (modification de Bruun):

Solution A

Acide chromique	2 gr.
Acide acétique cristallisable .	20 cc.
Eau distillée	130 cc.

Solution B

37 cc. de formol du commerce dilués à 150 cc.

Au moment de l'emploi, on ajoute, en parties égales, les deux solutions A et B.

La Cour 2BE:

Acide chromique 1 % . . .	90 cc.
Bichromate de potassium . .	1 gr.
Saponine	0,05 gr.
Acide acétique 5 %	10 cc.
Acide osmique 2 %	15 cc.
Eau distillée	45 cc.

Flemming-Benda:

Acide chromique 1 % . . .	15 cc.
Acide osmique 2 %	4 cc.

Après la fixation, les préparations ont été obtenues par la «Nukleal-Quetschmethode» de HEITZ (1936) qui, pour plus de brièveté, sera désignée par N. Q. M. dans le cours de ce travail.

En dehors des préparations fournies par du matériel préalablement fixé, nous avons utilisé, pour quelques espèces (*N. intermedius*, *N. reflexus*, *N. triandrus* et *Vicia Faba*), des préparations obtenues par la technique employée par HEITZ en 1931 (p. 810) pour l'étude de *Vicia Faba:* hydrolyse directe de sections vivantes de méristèmes radiculaires dans l'acide chlorhydrique normal pendant quatre minutes, suivie d'un séjour de deux heures dans la «Fuchsin-schwefliger Säure».

On a aussi examiné quelques préparations fixées et colorées au carmin-acétique.

Outre le matériel appartenant au genre *Narcissus*, nous avons étudié des méristèmes radiculaires de *Vicia Faba* et de deux espèces du genre *Aloe: A. percrassa* et *A. runcinata*. Ce matériel a été fourni par des plantes appartenant à la collection du Jardin Botanique de Coimbra.

OBSERVATIONS

Narcissus tazetta L. — Il s'agit d'une plante possédant 10 chromosomes à l'état haploïde, parmi lesquels un seul est pourvu de satellite (fig. 1*a*). Ce satellite présente, sur quelques figures de métaphase, un filament assez long et

large, se colorant aussi intensément que les chromosomes sous l'action du carmin-acétique (fig. 1*a*). Dans les grains du pollen, ce filament a été souvent observé sur de nombreuses figures de prophase, colorées à l'aide du carmin-acétique

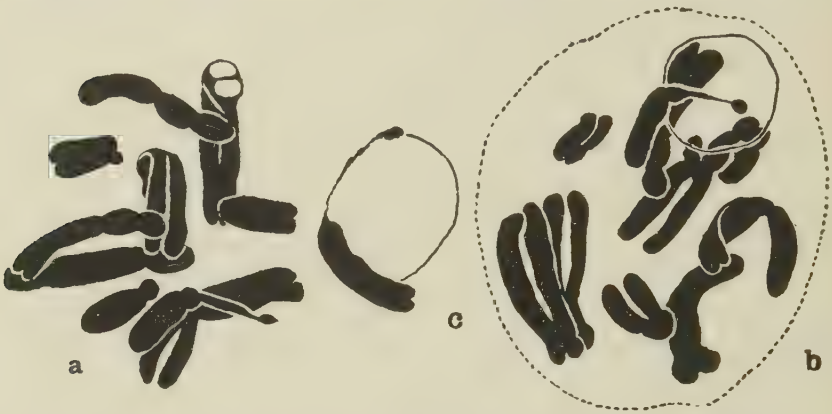


Fig. 1. — *Narcissus tazetta* L. *a*, Métaphase dans un grain de pollen; remarquer la longueur et l'épaisseur du filament satellitifère. *b*, Prophase avancée dans un grain de pollen; remarquer le filament et le satellite séjournant, tous les deux, à la surface du nucléole. *c*, Chromosome nucléolaire prophasique montrant un filament assez long contournant le bord du nucléole; remarquer que le filament présente des granulations chromatiques le long de son trajet. Carmin-acétique. × 2200.

(fig. 1*b*, *c*). Dans quelques figures, il se présentait comme un filament long et mince, se colorant aussi intensément que le chromosome, séjournant à la surface du nucléole et pourvu, quelquefois (fig. 1*c*), de petites granulations chromatiques, disposées le long de son trajet. Dans d'autres cas, il était plus court et plus épais; il séjournait aussi à la surface du nucléole (fig. 1*b*). On l'a souvent observé contournant le bord du nucléole (fig. 1*c*).

Ces observations confirment donc celle que nous avons faite chez *Narcissus reflexus* (FERNANDES, 1936) et montrent, comme nous l'avons déjà dit, que le filament est chromatique, comme le reste du chromosome qui le porte.

Dans les figures de prophase, obtenues par le N. Q. M. après fixation au Carnoy, le filament était nettement visible (fig. 2*a*, *b*, *c*, *d*, *e*), tandis que le nucléole ne l'était pas, ou

se présentait comme une tache grisâtre, se distinguant très difficilement. Le filament, par contre, présentait, sur toute sa longueur, une coloration semblable à celle du chromosome, bien que moins intense, ce qui n'a rien d'éton-

Fig. 2. — *Narcissus tazetta* L. *a*, *b* et *c*, Chromosomes nucléolaires à des stades de plus en plus avancés de la prophase dans des grains du pollen; le filament présentait la même coloration que le reste du chromosome. *d*, Prophase dans un grain de pollen; le filament, séjournant à la surface du nucléole, présente, sur le bord de ce corps, deux granulations: une terminale et une autre intercalaire. *e*, Chromosome nucléolaire de la figure *d*, représenté séparément. Carnoy, N. Q. M. × 2200.

nant, si l'on songe à l'extrême minceur du filament et, par conséquent, à l'extrême petitesse de sa masse.

La figure 2*d* représente une prophase dans un grain de pollen. On y voit le chromosome satellitifère attaché au nucléole. A l'extrémité de ce chromosome s'insère le filament, qui suit la surface du nucléole jusqu'à le bord de ce corps; ici, il présente une granulation chromatique d'aspect satellitifère, à laquelle se relie une autre portion filamenteuse qui contourne le bord du nucléole et se termine par un autre corpuscule, ayant aussi l'aspect d'un satellite. Il s'agit, très probablement, d'un «tandem» satellite, formation déjà décrite par quelques auteurs chez d'autres plantes (voir DARLINGTON, 1937, p. 37).

Narcissus tazetta L. var. *Panizzianus* (Parl.). — Cette variété du *N. tazetta* possède, comme nous l'avons établi dans un travail antérieur (FERNANDES, 1937), deux chromosomes nucléolaires à l'état haploïde. En étudiant des propha-

Fig. 3. — *Narcissus tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl.). *a-j*, Figures montrant que, dans les différents stades de la prophase du noyau des grains du pollen, le filament des chromosomes satellitifères donne toujours une réaction positive avec le Feulgen. Carnoy, N. Q. M. × 2200.

ses dans les grains du pollen, nous avons constaté que le filament satellitifère donnait toujours une réaction positive avec le Feulgen, après fixation dans tous les fixateurs que nous avons employés, c'est à dire: Carnoy (fig. 3*a-j*),

Fig. 4. — *Narcissus tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl. *a-c*, Chromosomes nucléolaires à différents stades de la prophase du noyau des grains de pollen; *d*, Chromosome nucléolaire métaphasique (Navachine); e, Chromosome nucléolaire prophasique montrant le filament (La Cour 2BE). N. Q. M. × 2200.

Navachine (fig. 4*a-d*), La Cour 2BE (fig. 4e) et Flemming-Benda (fig. 5*a-d*).

Les réactions les plus nettes ont été obtenues après fixation au Carnoy, tandis que les moins nettes ont été fournies par le matériel fixé au Flemming-Benda et au La

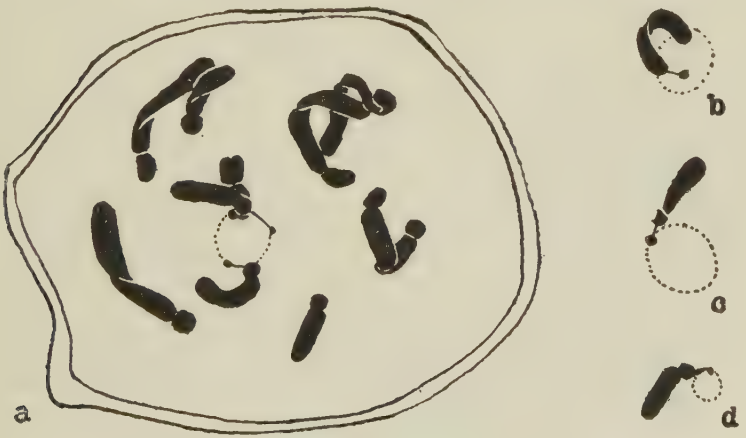


Fig. 5. — *Narcissus tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl.). *a*, Prophase dans un grain du pollen montrant les deux chromosomes nucléolaires attachés au nucléole; *b-d*, Chromosomes nucléolaires à des stades successivement plus avancés de la prophase. Flemming-Benda, N. Q. M. × 2200.

Cour 2BE. Nous croyons pouvoir expliquer ce fait de la façon suivante:-Dans les préparations fixées au Carnoy, seule la chromatine s'est colorée, tandis que le nucléole et le cytoplasme sont restés complètement incolores. De cette façon, les figures étaient très nettes et le filament se détachait facilement sur le fond clair. Les figures obtenues à l'aide du Flemming-Benda et du La Cour 2BE n'avaient pas la même netteté, puisque le nucléole et le cytoplasme

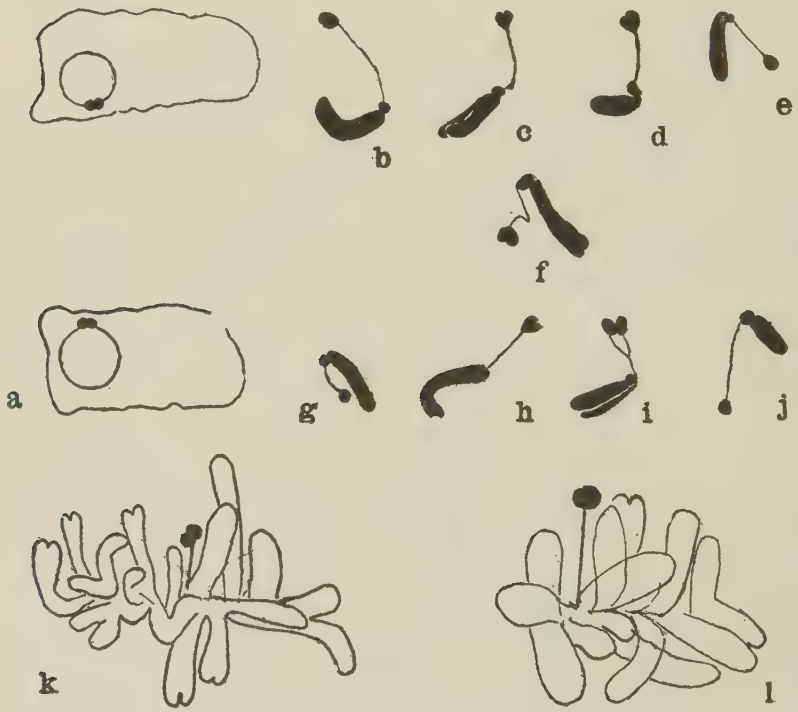


Fig. 6. — *Narcissus intermedius* Lois. Figures obtenues dans des cellules du méristème radiculaire. *a*, Un des premiers stades de la télophase montrant l'apparition d'un seul nucléole dans chacun des deux noyaux-fils (Flemming-Benda); *b-d*, Chromosomes métaphasiques; *e*, Chromosome anaphasique (Navachine); *f-i*, Chromosomes métaphasiques; *j*, Chromosome anaphasique (Flemming-Benda). N. Q. M. *k* et *l*, Métaphases obtenues sur du matériel qui n'a pas subi la fixation (hydrolyse directe de méristèmes radiculaires vivants dans l'acide chlorhydrique normal pendant 4 minutes, suivie d'un séjour de deux heures dans la «Fuchsin-schwefliger Säure»); seuls les filaments et les satellites sont dessinés en noir. × 2200.

retenaient toujours une certaine coloration, qui gênait beaucoup l'observation. C'est pourquoi, pensons-nous, le filament ne se détachait pas aussi nettement que dans les préparations obtenues avec le Carnoy.

Narcissus intermedius Lois. — Cette espèce présente, dans les cellules du méristème radiculaire, un seul chromosome satellitifère, ce qui est en accord avec l'existence d'un seul nucléole aux premiers stades de la télophase (fig. 6*a*). Comme cette espèce n'est qu'un hybride entre *N. tazetta* et *N. jonquilla*, il s'agit ici, sans doute, d'un cas d'amphiplastie (NAVACHINE, 1934), provoqué par la compétition (McCLINTOCK, 1934) entre les régions nucléologéniques des chromosomes nucléolaires des deux espèces. Le seul chromosome nucléolaire fonctionnel appartient à la garniture de *N. tazetta*. Ce fait montre donc que la région nucléologénique du chromosome nucléolaire de cette espèce a dominé complètement celle du chromosome nucléolaire de *N. jonquilla*.

À la métaphase, ce chromosome présente un filament assez long sur lequel de belles réactions nucléales ont été obtenues, après fixation au Navachine (fig. 6*b-e*) et au Flemming-Benda (fig. 6*f-j*). Des réactions nucléales extrêmement nettes ont été aussi observées sur le matériel qui n'a pas été soumis à la fixation avant l'hydrolyse (fig. 6 *k*, *l*).

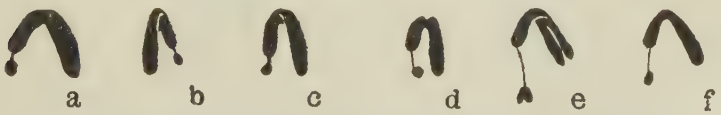


Fig. 7. — *Narcissus pseudonarcissus* L. *a*, Chromosome métaphasique; *b* et *c*, Chromosomes anaphasiques (Navachine); *d*, Chromosome anaphasique; *e*, Chromosome métaphasique (Flemming-Benda); *f*, Chromosome anaphasique (La Cour 2BE). N. Q. M. × 2200.

Narcissus pseudonarcissus L. — Dans les métaphases et anaphases de cellules du méristème radiculaire, le filament satellitifère nous a montré une réaction nucléale positive assez nette, soit après fixation au Navachine (fig. 7*a-c*),

soit après fixation au Flemming-Benda (fig. 7*d*, *e*), ou au La Cour 2BE (fig. 7*f*).

Narcissus jonquilla L. var. *Henriquesi* (Samp.). — Les filaments des deux chromosomes satellitifères de cette plante nous ont donné aussi la réaction nucléale de Feulgen, d'une façon franchement positive, comme le montre la figure 8.

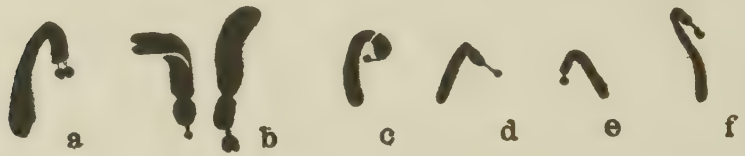


Fig. 8. — *Narcissus jonquilla* L. var. *Henriquesi* (Samp.). Chromosomes du méristème radiculaire. *a*, Chromosome métaphasique (Carnoy); *b*, La paire chromosomique de la même métaphase; remarquer l'asymétrie satellitifère (Navachine); *c*, Chromosome métaphasique; *d*, e, Deux chromosomes anaphasiques (La Cour 2BE); *f*, Chromosome anaphasique (Flemming-Benda). N. Q. M. × 2200.

Narcissus reflexus Brot. — Une réaction positive a été observée à la prophase et à la métaphase dans les cellules du méristème radiculaire, soit sur du matériel fixé au Navachine (fig. 9 *b*, *c*), soit sur du matériel n'ayant pas subi de fixation (fig. 9 *a*).

Fig. 9. — *Narcissus reflexus* Brot. *a*, Chromosome prophasique (sans fixation). *b*, Chromosome prophasique; *c*, Les deux chromosomes métaphasiques de la même plaque (Navachine). N. Q. M. × 2200.

Narcissus triandrus L. — Le matériel de cette espèce s'est comporté comme celui de l'espèce précédente (fig. 10).

* * *

Étant donné que les résultats de l'étude de plusieures espèces du genre *Narcissus* étaient en opposition avec les

conclusions de HEITZ (1931), il nous a semblé que l'étude d'un matériel comparable à celui qu'avait employé cet auteur aurait le plus grand intérêt. Nous avons donc étudié deux espèces du genre *Aloe (A. percrassa* et *A. runcinata)*, des espèces de ce genre ayant été souvent examinées, à l'aide du N. Q. M., par HEITZ lui-même (1936) et par un de ses élèves (RESENDE, 1937). Voici les résultats de nos observations:

Fig. 10. — *Narcissus triandrus* L. *a, b,* Chromosomes prophasiques; *c,* Chromosome métaphasique. Sans fixation, N. Q. M. × 2200.

Aloe percrassa Todaro. — Des réactions nucléales assez nettes ont été observées, soit à la métaphase, soit à la prophase, dans des cellules de méristèmes radiculaires, fixés au Flemming-Benda (fig. 11 *a-d*) et au Navachine (fig. 11 *e-g*).

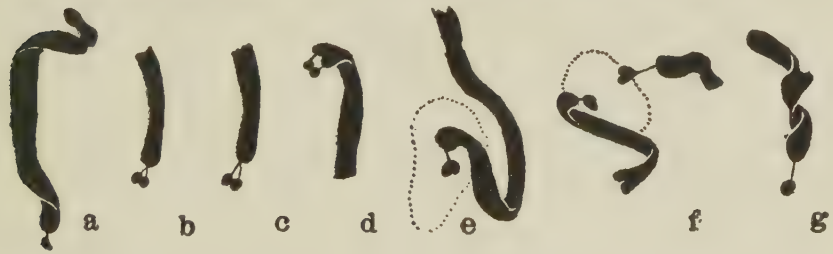


Fig. 11. — *Aloe percrassa* Todaro. Chromosomes dans des cellules du méristème radiculaire. *a,* Chromosome métaphasique; *b-d,* Extrémités distales de chromosomes satellitifères à la métaphase (Flemming-Benda); *e-g,* Chromosomes prophasiques montrant le satellite et le filament (Navachine). N. Q. M. × 2200.

Aloe runcinata Berger. — Cette espèce, comme la précédente, nous a donné une réaction positive (fig. 12 *a-e*). Les réactions les plus nettes ont été observées dans les stades avancés de la prophase, au moment où les satellites sont sur le point de se détacher du nucléole, dans le matériel fixé au liquide de Navachine (fig. 12 *c-e*).

Nos observations sur ces deux espèces montrent donc qu'ici, tout comme chez les espèces du genre *Narcissus*, le filament satellitifère se colore par la méthode de Feulgen et,

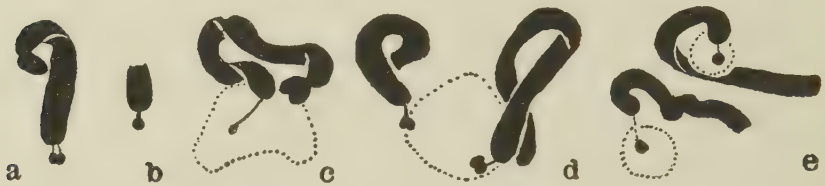


Fig. 12. — *Aloe runcinata* Berger. *a*, Chromosome métaphasique (le filament est trop mince et il est clivé longitudinalement); *b*, Extrémité distale d'un chromosome satellitifère métaphasique; *c-e*, Chromosomes prophasiques. Navachine, N. Q. M. × 2200.

par conséquent, qu'il renferme de l'acide thymonucléique, comme la chromatine des autres régions des chromosomes.

Etudiant, au moyen du N. Q. M., 151 espèces d'*Aloinae*, RESENDE (1937) représente des filaments satellitifères sur presque toutes les figures.

Il représente également le filament chez les espèces suivantes qui n'appartiennent pas au groupe des *Aloinae*: *Plantago major* var. *purpurascens*, *Bryonia dioica*, *Cyclanthera pedata*, *Phlox Drummondii*, *Encephalartus Altensteinii*, *Cycas revoluta*, *Ceratozamia mexicana*, *Dioon spinulosum*, *Ephedra andina*, *Bunias orientalis*, *Iberis amara* et *Limnanthes Douglasii*.

Si RESENDE (1937) a représenté le filament, c'est que vraisemblablement celui-ci existait, coloré au Feulgen. Cependant, l'auteur écrit que le filament n'a donné la réaction de Feulgen que dans des cas rares.

* * *

Les conclusions de HEITZ, quant à la nature du filament satellitifère, ont été particulièrement obtenues par l'étude de *Vicia Faba*. Étant donné que, chez cette plante, les chromosomes nucléolaires appartiennent plutôt au type des chromosomes porteurs de constrictions nucléolaires qu'au type porteur de satellites (d'après la définition de S. NAVACHINE), la confrontation de nos résultats avec ceux obtenus

par HEITZ, chez *Vicia Faba*, a suscité dans notre esprit la question suivante: Les constrictions nucléolaires ne seraient-elles pas différentes des filaments satellitifères, contrairement à ce que HEITZ lui-même croit? Pour répondre à cette question, nous nous sommes décidé à étudier *Vicia Faba*.

L'étude de la prophase n'étant pas facile, nous nous sommes borné à l'étude de métaphases et d'anaphases. Dans les préparations fournies par du matériel qui n'avait pas subi la fixation, l'aspect des constrictions nucléolaires, à l'anaphase, correspondait presque toujours à celui figuré par HEITZ (1931). Cependant, quelques figures fort rares ont été trouvées dans lesquelles le chromosome nucléolaire montrait un mince filament (fig. 13*a*), ou peut-être mieux un mince tractus, se colorant au Feulgen, comme les autres régions du chromosome. Ce tractus ne se détachait pas du fond clair de la préparation avec la même

Fig. 13. — *Vicia Faba* L. *a*, Chromosome anaphasique; *b*, Extrémité d'un chromosome métaphasique; *c*, Chromosome métaphasique. Sans fixation, N. Q. M. × 2200.

intensité que le corps chromosomique. Ce fait doit résulter, sans doute, de l'extrême petitesse de la masse chromatique du filament, puisque le même phénomène a été observé chez des plantes (*N. intermedius*, par exemple), où la réaction positive avec le Feulgen n'est pas douteuse.

Dans la plupart des métaphases, nous n'avons pu observer de filament de façon très nette. Cependant, quelques rares figures ont été trouvées qui mettaient en évidence l'existence d'un filament donnant la réaction de Feulgen. Ainsi, la figure 13*b* montre une partie de la branche du chromosome nucléolaire clivée longitudinalement. Chacune des deux moitiés du satellite était reliée à la moitié corres-

pondante du corps chromosomique par un mince filament nettement coloré. Le même aspect se trouve représenté dans la figure 13*c*.

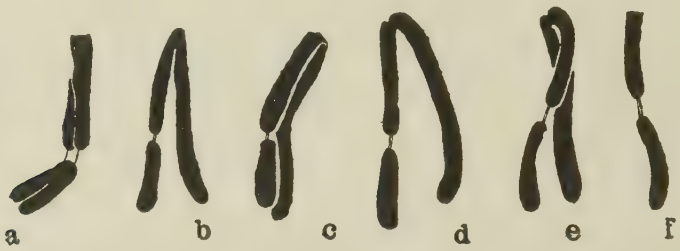


Fig. 14. — *Vicia Faba* L. *a*, Branche satellitifère d'un chromosome métaphasique; *b-f*, Chromosomes anaphasiques. Navachine, N. Q. M. × 2200.

Dans les préparations fournies par du matériel préalablement fixé au Navachine (fig. 14*a-f*), Flemming-Benda (fig. 15 *a-c*) et La Cour 2BE (fig. 15*d*), nous avons trouvé, à la métaphase et à l'anaphase, des images identiques à

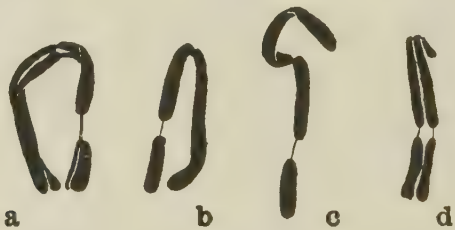


Fig. 15.—*Vicia Faba* L. *a*, Chromosome métaphasique; *b* et *c*, Chromosomes anaphasiques (Flemming-Benda); *d*, Une des branches du chromosome nucléolaire à la métaphase (La Cour 2 BE). N. Q. M. × 2200.

celles décrites ci-dessus. Cependant, les figures montrant le filament nettement coloré ont été trouvées avec une fréquence bien plus supérieure que dans les préparations du matériel qui a subi l'hydrolyse directe.

Le fait de que nous avons trouvé un filament (ou peut-être un mince tractus) coloré au Feulgen plus fréquemment chez le matériel fixé que chez le matériel qui n'avait pas subi de fixation semble montrer que l'hydrolyse directe doit assez souvent détruire le filament, tandis que la fixa-

tion doit le conserver plus fréquemment, en le rendant, au même temps, plus résistant à l'hydrolyse. S'il en était ainsi, nous pourrions peut-être expliquer que HEITZ (1931) n'a pu observer de trace d'acide thymonucléique dans la région de la constriction nucléolaire, du fait qu'il n'a pas étudié, chez *Vicia Faba*, de matériel préalablemente fixé (1).

Nos observations, mettant en évidence l'existence d'un filament dans la région de la constriction nucléolaire de *Vicia Faba* se colorant au Feulgen, indiquent que, comme HEITZ (1931) le croiait, il n'y a aucune différence entre les constrictions nucléolaires et les filaments des chromosomes satellitifères.

DISCUSSION

L'ensemble de nos observations, montrant que le filament satellitifère donne toujours une réaction positive après l'application de la méthode de Feulgen-Rossenbeck, nous amène à conclure que ce filament contient de l'acide thymonucléique et que, par conséquent, il est constitué par de la chromatine.

Dans ses études sur la nature du filament satellitifère, HEITZ (1931) a constaté que ce filament ne donnait pas la réaction de Feulgen. C'est pourquoi, cet auteur émet la conclusion que tous les chromosomes nucléolaires sont caractérisés par une «ausserste Armut an eigentlichem Chromatin, an Thymonukleinsäure, gerade an der Stelle, an welcher die ebenfalls thymonukleinsäurefreien Nukleolen entstehen».

D'après nos observations, cette conclusion n'est exacte que si l'on considère l'extrême petitesse de la masse du filament: la région des chromosomes nucléolaires, où les

(1) Étant donné que la fixation rendra le filament plus résistant à l'action de l'hydrolyse, la durée de la fixation pourra, peut-être, avoir aussi une certaine influence sur la conservation du filament. S'il en était ainsi, nous pourrions, peut-être, expliquer les résultats de RESENDE (1937) en supposant que cet auteur a trouvé les filaments chez le matériel qui, par hasard, a subi une fixation plus prolongée.

nucléoles prennent leur origine, est pauvre en acide thymonucléique, parce que le filament possède, en général, une masse fort petite. Du reste, si nous nous référons seulement à la nature du filament, cette conclusion ne pourra pas être retenue.

Comme, en dehors des espèces du genre *Narcissus*, nous avons observé des réactions positives chez deux espèces d'*Aloe* et chez *Vicia Faba*, nous croyons que, chez toutes les plantes, les filaments satellitifères sont constitués par de la chromatine. L'expression «SAT-Chromosomen», prise dans l'acception que HEITZ (1931) lui a donnée, ne pourra donc pas être conservée. Nous pourrons seulement l'employer pour désigner les chromosomes porteurs de satellites, sans référence à la nature du filament. D'autre part, nous ne pourrons pas parler de filaments achromatiques quand nous nous référerons aux filaments satellitifères.

Au cours d'un travail antérieur (FERNANDES, 1936), nous avons constaté que chez *Narcissus reflexus* le filament était chromatique et présentait une coloration semblable à celle du satellite et de l'extrémité hétérochromatique du chromosome. Nous avions alors essayé de mettre en harmonie nos résultats et ceux de HEITZ: c'est ainsi que nous avions conclu que, chez notre matériel, le filament devait représenter une partie de la région nucléologénique, étirée sous l'action de la croissance du nucléole, tandis que dans le matériel de HEITZ, où le filament n'était pas chromatique, le filament devait être constitué par une substance n'appartenant pas à la région nucléologénique et dépourvue d'acide thymonucléique. Étant donné qu'il n'y aura pas de plantes possédant des chromosomes nucléolaires aux filaments dépourvus d'acide thymonucléique, nos recherches actuelles sont en accord avec la conclusion que le filament du chromosome satellitifère n'est qu'une partie de la région nucléologénique, étirée sous l'action de la croissance du nucléole.

* * *

Le cycle évolutif du filament pendant la mitose est très difficile à étudier à cause de l'extrême minceur que cette formation présente pendant la plupart des stades de la

cinèse. Une question se pose tout d'abord. Le filament séjournera-t-il à la surface du nucléole ou le traversera-t-il? Il est très difficile d'y répondre. Cependant, nos observations nous ont amené à adopter le premier point de vue, puisqu'il nous a semblé que le filament et le satellite séjournaient toujours à la surface du nucléole.

D'après les observations actuelles, nous continuons à considérer comme exact le cycle évolutif du filament que nous avons retracé dans un travail précédent (FERNANDES, 1936) et qui est le suivant: - À la télophase, la substance nucléolaire se dépose sur la région du filament. Par suite de la croissance du nucléole, le filament s'étire plus ou moins considérablement selon la grandeur qu'atteindra ce corps. Ensuite, il restera, pendant la télophase et l'interphase, comme un filament très mince, à la surface du nucléole, relié d'un côté au satellite et au corps chromosomique de l'autre. Pendant la prophase, il se raccourcit plus ou moins considérablement à fur et à mesure que le nucléole se dissout et peut se détacher avec le satellite avant la complète dissolution du nucléole, ou rester à la surface de ce corps jusqu'à sa complète dissolution.

* * *

Des «tandem» satellites ont été trouvés par certains auteurs chez quelques plantes. Nous les avons observés aussi dans quelques métaphases du méristème radiculaire de *Narcissus calcicola*. Il est probable que l'image représentée dans la figure 2*d* et e, est aussi un «tandem» satellite, attaché au nucléole pendant la prophase. Jusqu'à présent, aucune explication de l'apparition de ces conformations n'a été émise. Nous croyons que l'existence des «tandem» satellites peut s'expliquer facilement, d'après la conception de l'existence de la région nucléologénique, de la façon suivante: - A la télophase, la matière nucléolaire, au lieu de commencer à se déposer sur une seule partie de la région nucléologénique, comme cela arrive dans la plupart des cas, se dépose sur deux parties séparées de cette région. Deux nucléoles se seront alors formés sur la même région nucléologénique et cette région sera ainsi partagée, en

donnant deux filaments et deux satellites. Les deux nucléoles ainsi formés se fusionneront de très bonne heure, en donnant naissance à un seul nucléole, à la surface duquel séjournera le «tandem» satellite.

La formation des «tandem» satellites pourrait avoir lieu facilement chez les plantes, où le point de plus grande activité de la région nucléologénique n'est pas encore fixe. Chez ces plantes, deux points différents de cette région pourraient commencer à fonctionner simultanément, en donnant ainsi des «tandem» satellites.

La vérification de l'hypothèse que nous venons d'émettre ne sera pas chose facile, étant donné la difficulté d'étudier le comportement de la région nucléologénique pendant les premiers stades de la condensation de la matière nucléolaire.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1. En employant du matériel vivant et du matériel fixé aux liquides de Carnoy, Navachine, La Cour 2BE et Flemming-Benda, nous avons constaté que les filaments satellitifères se coloraient, comme les autres régions des chromosomes, par l'application de la «Nukleal-Quetschmethode» de Heitz, chez les espèces suivantes: *Narcissus tazetta, N. tazetta* var. *Panizzianus, N. intermedius, N. pseudonarcissus, N. jonquilla* var. *Henriquesi, N. reflexus, N. triandrus, Aloe percrassa, A. runcinata* et *Vicia Faba.*

2. Comme les filaments des satellites donnent la réaction indicatrice de l'existence de l'acide thymonucléique, ils doivent être constitués par de la chromatine, comme le chromosome lui-même.

3. L'expression «SAT-Chromosomen», dans l'acception que lui donne HEITZ, ne saurait être maintenue puisqu'on ne connaît pas jusqu'à présent, dans les chromosomes nucléolaires, de région Sine Acido Thymonucleinico. Cependant, elle pourra être employée pour désigner les chromosomes porteurs de satellites, sans référence à la nature du filament.

4. Il n'y a aucune différence entre les constrictions nucléolaires et les filaments satellitifères, au point de vue du comportement de ces formations à l'égard de la réaction nucléale de Feulgen.

5. Le filament satellitifère (= constriction nucléolaire) ne doit être qu'une partie de la région nucléologénique, étirée sous l'action de la croissance du nucléole.

6. Nos observations actuelles sont en accord avec les conclusions que nous avons obtenues dans un précédent travail (FERNANDES, 1936) en ce qui concerne le cycle évolutif du filament pendant la mitose.

7. Une formation ressemblant à un «tandem» satellite a été trouvée chez *N. tazetta*. Nous suggérons une explication de l'origine probable de ce type de satellite.

BIBLIOGRAPHIE

DARLINGTON, C. D., 1937 — *Recent Advances in Cytology*, 2nd ed. J. et A. Churchill Ltd., Londres.

FERNANDES, A., 1936 — Les satellites chez les Narcisses. II. Les satellites pendant la mitose. *Bol. Soc. Broteriana*, **11** (2.ª série), 87-146.

—— 1937 — Sur l'origine du *Narcissus dubius* Gouan. *Bol. Soc. Broteriana*, **12** (2.ª série), 94-118.

HEITZ, E., 1931 — Die Ursache der gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grösse pflanzlicher Nukleolen. *Planta*, **12**, 775-844.

—— 1936 — Die Nukleal-Quetschmethode. *Ber. d. Deut. Bot. Gesel.*, **53**, 870-878.

McCLINTOCK, B., 1934 — The relation of a particular chromosomal element to the development of the nucleoli in *Zea Mays*. *Zeits. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, **21**, 294-328.

NAVACHINE, M., 1934 — Chromosome alterations caused by hybridization and their bearing upon certain general genetic problems. *Cytologia*, **5**, 169-203.

RESENDE, F., 1937 — Über die Ubiquität der SAT-Chromosomen bei den Blütenpflanzen. *Planta*, **26**, 757-807.

APPENDICE

Pendant l'impression de ce travail, nous avons reçu l'article de SCHAEDE, R. «Anordnung und Gestalt der Chromosomen von *Galtonia candicans*», *Ber. d. Deuts. Bot. Gesel.*,

55, 485-492. L'auteur rapporte, dans ce travail, que les filaments satellitifères de *Galtonia candicans*, le matériel classique des recherches sur les satellites, donnent la réaction nucléale de Feulgen assez nettement, ce qui montre, en opposition avec les données de NEWTON, que ces filaments sont chromatiques.

Cette constatation rend plus ferme l'idée que nous avons émi dans ce travail: les filaments satellitifères doivent renfermer de l'acide thymonucléique chez toutes les plantes.

LE PROBLÈME DE *NARCISSUS TAZETTA* L.

I — LES FORMES À 22 CHROMOSOMES SOMATIQUES

par

ABÍLIO FERNANDES

(Institut Botanique de l'Université de Coimbra)

Reçu le 4 Décembre, 1937.

INTRODUCTION

NARCISSUS tazetta L., pris dans l'acception que BAKER lui donne, est sans doute l'espèce la plus polymorphe du genre. Pour s'en rendre compte, il suffira de savoir que HAWORTH y a établi 46 espèces, PARLATORE 26 et JORDAN et FOURREAU 14. BAKER a réuni toutes ces formes en une seule espèce, *N. tazetta* L., où il distingue 14 sous-espèces.

Parallèlement à ce polymorphisme, on trouve une considérable variabilité caryologique, qui se traduit par l'apparition de formes à 20, 21, 22, 30, 31, 32 et 34 chromosomes somatiques (NAGAO, 1929, 1930a, 1930b, 1933). Mais, par quels processus ces nombres ont-ils pris naissance? NAGAO (1933) a envisagé ce problème et il est arrivé aux conclusions suivantes:

1) Le nombre $n = 10$ est primitif; il y a, chez les formes possédant ce nombre chromosomique, deux types de garnitures; l'un, que l'auteur désigne par A, constitué par six chromosomes méiotiques plus longs et quatre plus courts et l'autre, désigné par A', formé par cinq chromosomes longs et cinq courts;

2) Les formes à 21 chromosomes somatiques sont hyperdiploïdes, ayant la constitution $AA + 1$;

3) Le nombre $n = 11$ a été formé à partir de 10 par suite de la fragmentation d'un chromosome long de la garniture A';

4) Les formes à $2n = 30$ sont des triploïdes;

5) Les formes à $2n = 31$ ont été, peut-être, formées

par le croisement d'un gamète diploïde, de la constitution AA, avec un gamète haploïde d'une forme à $n = 11$. Ces formes auraient donc la constitution AA + A';

6) Les formes à $2n = 32$ ont été peut-être engendrées par le croisement d'un gamète non-réduit à 20 chromosomes avec un gamète diploïde d'une des espèces à $n = 6$ $(20 + 12) = 32$;

7) Les formes à $2n = 34$ ont probablement résulté du croisement d'un gamète diploïde à 20 chromosomes avec un gamète également diploïde d'une espèce à $b = 7$ $(20 + 14 = 34)$ (1).

En étudiant *N. tazetta*, nous avons trouvé des formes à 21, 22 et 30 chromosomes somatiques (FERNANDES, 1934).

Les formes à 21 et 22 chromosomes, avons-nous suggéré, ont peut-être pris naissance à partir des formes à 20 chromosomes par fragmentation, à la hauteur de la constriction cinétique, d'un ou de deux chromosomes respectivement (voir FERNANDES, 1934).

La plupart des conclusions émises ne nous paraissant pas suffisament prouvées, nous nous sommes décidé à reprendre l'étude de *N. tazetta* dans le but d'éclaircir, d'une façon plus exacte, le mécanisme grâce à quoi les différents nombres chromosomiques ont pris naissance.

NAGAO (1933) suggère que le nombre basique de *N. tazetta* est 10. Partant du fait que la plupart des espèces du genre possèdent le nombre basique 7 et que NAGAO (1933) a trouvé une forme à $2n = 30$ qui présentait, dans quelques métaphases de la division hétérotypique, un nombre d'eléments chromosomiques inférieur à 10, nous avons émis l'hypothèse que le nombre basique 10 n'était pas primitif, mais qu'il avait été dérivé secondairement de 7 (FERNANDES, 1934, p. 105). En est-il ainsi dans la réalité? Ces recherches ont été faites également dans le but de répondre à cette question.

Nous pouvons donc dire que, dans cette série de recherches, nous essayerons d'éclaircir l'origine de *N. tazetta*, les processus qui ont agi et qui agissent encore sur son évolu-

(1) b, nombre basique ou fondamental.

tion et les raisons du remarquable polymorphisme de cette espèce.

Etant donné l'étendue de ces recherches et le fait que nous n'avons pas encore obtenu de matériel suffisant pour l'étude de quelques formes, nous nous sommes décidé à diviser ce travail en trois parties, qui seront publiées successivement: dans la première, nous exposerons les résultats de nos recherches sur les formes à 22 chromosomes; dans la deuxième nous envisagerons les formes à 20 et à 21 chromosomes; dans la troisième, enfin, nous étudierons les formes possédant un nombre de chromosomes égal ou supérieur à 30 et nous présenterons une discussion générale basée sur les résultats obtenus par l'étude de toutes les formes.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les présentes observations ont porté sur le matériel énuméré ci-dessous (1):

N.º 182	*Narcissus Panizzianus* Parl.	Faro.
» 183	» » »	»
» 276	» » »	»
» 375	» » »	Tôrres Novas.
» 67 a	» » »	Instituto Superior de Agronomia, Tapada da Ajuda, Lisboa.
N.º 220	*Narcissus pachybolbos* Durieu.	Museum d'Histoire Naturelle de Paris.
N.º 357	*Narcissus papyraceus* Ker. et Gawl.....	Museum d'Histoire Naturelle de Paris.
N.º 46 a	*Narcissus papyraceus* Ker. et Gawl.....	Orto Botanico di Catania, Sicilia, Itália.
N.º 259	*Narcissus polyanthos* Lois.....	Jardin Botanique d'Alger.
N.º 345 a	*Narcissus polyanthos* Lois.....	Jardin des plantes de Rennes.
N.º 192	Narcisse à bouquet totus albus grandiflorus.	Cayeux - Le Clerc & C.ie, Paris.
N.º 193	Narcisse à bouquet totus albus.....	Cayeux - Le Clerc & C.ie, Paris.

Comme on le voit, toutes les formes, sauf *N. Panizzianus* Parl., nous ont été fournies par des Jardins Bota-

(1) Dans cette liste, nous indiquons le numéro donné au matériel dans nos cultures et sa provenance.

niques (1) et par la maison Cayeux-Le Clerc & C.ie. *N. Panizzianus* a été récolté au Portugal: à Faro, Tôrres Novas et Lisbonne. Les exemplaires de Faro proviennent de deux récoltes effectuées dans des endroits différents.

Nous avons étudié les chromosomes somatiques de toutes les formes mentionnées, tandis que l'étude de la méiose et celle de la première division des grains de pollen n'a été faite que sur *Narcissus Panizzianus* (n.os 182, 183 et 276).

Les meilleures préparations de méristèmes radiculaires ont été obtenues par fixation au liquide de Navachine (modification de Bruun) et coloration au violet de gentiane.

Pour l'étude de la méiose, nous avons employé deux types de préparations:

a) Préparations permanentes, obtenues par fixation aux liquides de Navachine et de La Cour 2BE et coloration au violet de gentiane, selon la technique décrite par La Cour (1931).

b) Préparations non-permanentes, obtenues par la dissociation des anthères dans une goutte de carmin-acétique.

L'étude de la mitose dans les grains de pollen a été faite avec des préparations obtenues, soit par le carmin-acétique, soit par la «Nukleal-Quetschmethode» de Heitz (1936).

OBSERVATIONS

I — LES CROMOSOMES SOMATIQUES

Toutes les formes étudiées possèdent une garniture chromosomique semblable (fig. 1, 2 et 3), composée de 22 chromosomes, dont nous avons dèjá décrit la morphologie — pour *N. Panizzianus* et *N. papyraceus* — dans un travail antérieur (FERNANDES, 1937). Ces caractères morphologiques sont les suivants:

---

(1) Nous remercions vivement les Directions de tous ces Jardins Botaniques qui, en nous faisant parvenir du matériel, ont rendu possible ce travail.

Fig. 1. — Plaques équatoriales dans des cellules du méristème radiculaire. *a*, *N. Panizzianus* Parl., n.° 183; *b*, *N. Panizzianus* Parl., n.° 375; *c*, *N. Panizzianus* Parl., n.° 67a; *d*, *N. papyraceus* Ker. et Gawl., n.° 357; *e*, Narcisse à bouquet totus albus grandiflorus, n.° 192; *f*, Narcisse à bouquet totus albus, n.° 193. Navachine; violet de gentiane. × 2700.

1 — Une paire Lp, ayant la branche p très courte. On a observée, sur quelques figures, une constriction acinétique située à une distance de la constriction cinétique approximativement égale à 1/3 de la longueur de la branche L;

2 — Deux paires céphalobrachiales L., pourvues d'une constriction acinétique, localisée à une distance de la cons-

Fig. 2. — *a* et *b*, Plaques équatoriales dans des cellules du méristème radiculaire de *N. pachybolbos* Durieu, n.° 220; *N*, reste du nucléole. Navachine; violet de gentiane. × 2600.

triction cinétique approximativement égale à 1/3 de la longueur de la branche. Ces constrictions apparaissent avec une certaine irrégularité: sur quelques figures nous n'en avons observé aucune; sur d'autres, une seule; ailleurs, deux; ailleurs encore, trois; et, enfin sur certaines l'gures, toutes les quatre. Cette irrégularité est sans doute dûe, dans certains cas, à l'action du fixateur et, dans d'autres, à la position des chromosomes.

3 — Une paire lm;

4 — Une paire l.;

5 — Deux paires de chromosomes nucléolaires P.'. L'existence de quatre satellites n'a été constatée que sur quelques rares figures (fig. 1*c* et 3*b*). Cependant, l'existence de quatre chromosomes nucléolaires n'est pas douteuse, puisque nous avons réussi à observer quatre nucléoles sur quelques télophases et à examiner deux bivalents attachés au nucléole

sur des figures de diacinèse dans des cellules-mères des grains de pollen;

6 — Deux chromosomes isobrachiaux pp;

7 — Six chromosomes céphalobrachiaux, moins longs que les chromosomes nucléolaires.

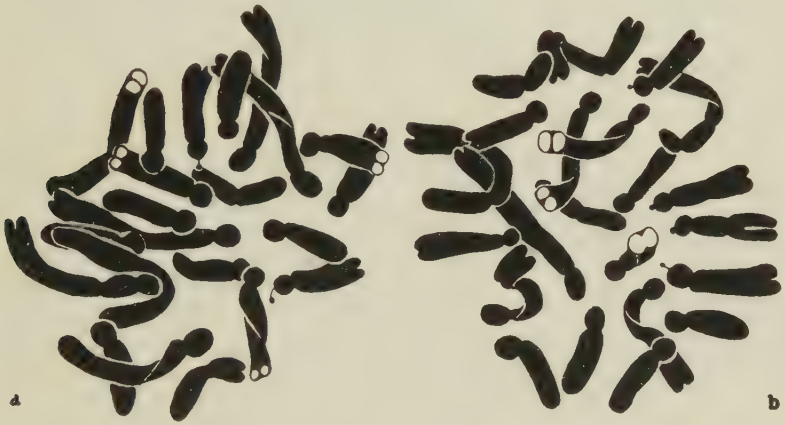


Fig. 3. — Plaques équatoriales dans des cellules du méristème radiculaire de *N. polyanthos* Lois. *a*, n.° 259; *b*, n.° 345a. Navachine; violet de gentiane. × 2450.

Comme on le voit par la description que nous venons de faire, les formes étudiées, bien que leur nombre chromosomique haploïde soit de 11, présentent seulement 7 types de chromosomes morphologiquement d stincts; ce qui semble renforcer la suggestion que le nombre 11 a été secondairement dérivé de 7.

BAKER (1888) groupe les sous-espèces de *N. tazetta* en trois séries: *Tazettinae Bicolores, Tazettinae Albae* et *Tazettinae Luteae.* La série *Tazettinae Albae* est constituée par les sous-espèces: *N. papyraceus, N. Panizzianus, N. dubius, N. canariensis, N. pachybolbos* et *N. polyanthos. N. dubius* doit être séparé de ce groupe, vu qu'il n'est qu'un hybride de *N. tazetta* et *N. juncifolius,* comme nous l'avons démontré dans un travail antérieur (FERNANDES, 1937). Bien que nous n'ayons pas étudié *N. canariensis,* il nous semble que cette forme doive posséder une garniture chromoso-

mique identique à celle des autres sous-espèces. S'il en est ainsi, ce qui paraît très probable, nous pourrons dire que toutes les formes de la série *Tazettinae Albae* sont caractérisées par le type de garniture chromosomique décrite ci-dessus. Cependant, nous ignorons encore s'il existe, chez les deux autres séries, des formes à 22 chromosomes. Ceci ne nous semble guère possible, vu que nous n'avons encore trouvé dans d'autre série aucune forme possédant ce même nombre chromosomique.

II — LA MÉIOSE CHEZ *N. PANIZZIANUS* PARL.

Les premiers stades de la prophase de la division hétérotypique sont très difficiles à étudier, à cause du nombre élevé et de la longueur considérable des chromosomes. C'est pourquoi, nous nous sommes borné à faire l'étude de la méiose à partir du diplotène.

1 — DIPLOTÈNE

Les figures des stades moyens du diplotène examinées nous ont montré 11 bivalents, dont quatre plus longs et sept plus courts, en accord avec la constitution somatique (fig. 4*a*, *b* et 5*a*, *b*).

Comme, dans ce matériel, le centromère n'était pas visible à ce stade, nous n'avons pas réussi à distinguer les uns des autres les quatre bivalents longs. Ils présentaient, généralement, la distribution de chiasmata suivante: 4_2, 3_2, 3_1, 2_0 et 2_1 (fig. 4*a*, *b* et 5*a*, *b*).

Le bivalent des chromosomes l. se distingue nettement de tous les autres, pusqu'il n'est pas accolé au nucléole, comme cela arrive aux bivalents P.' qui sont les seuls avec lesquels il pourrait se confondre. Sur quatre des figures examinées, nous avons remarqué qu'il possédait toujours un seul chiasma interstitiel (fig. 4*a*, *b* et 5*a*, *b*).

Quelques noyaux montrent, à ce stade, deux nucléoles, à chacun desquels est attaché un bivalent nucléolaire (fig.

4*b*, et 5*a*). Des noyaux possédant un seul nucléole avec deux bivalents attachés, ainsi que des images rappelant la fusion de deux nucléoles (fig. 4*a*) se trouvent aussi fréquem-

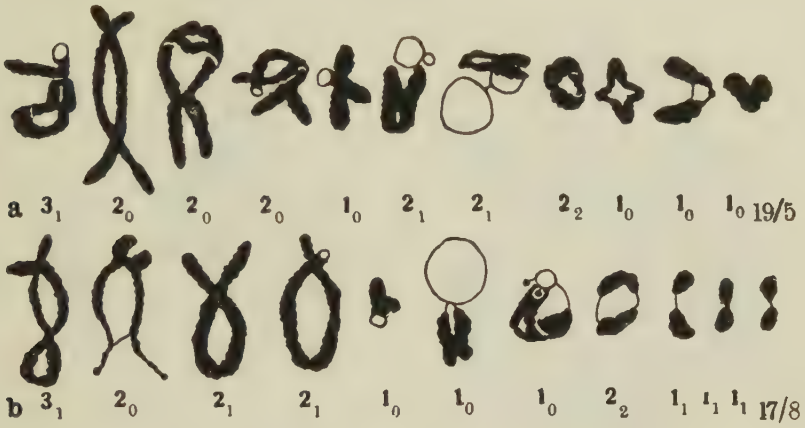


Fig. 4. — *a*, *b*, Les onze bivalents d'un noyau au diplotène représentés séparément. Le nombre de chiasmata, total et terminal, est donné pour chaque bivalent, ainsi que pour les 11 bivalents ensemble. Nucléoles dessinés en contour. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2700.

ment. Ces deux bivalents nucléolaires offrent le même aspect et la même distribution de chiasmata: 2_1, 1_0 et 1_1 (fig. 4*a*, *b* et 5*a*, *b*).

Le bivalent des chromosomes pp forme, en général (nous n'avons trouvé que cette conformation), deux chiasmata terminaux (fig. 4*a*, *b* et 5*a*, *b*).

Les six chromosomes p. forment trois bivalents possédant chacun un seul chiasma, souvent interstitiel (fig. 4*a*, 5*a*, *b*), quelquefois terminal (fig. 4*b*, 5*a*, *b*). Il est parfois très difficile d'établir si ce chiasma est terminal ou interstitiel.

Les résultats obtenus par l'analyse de 10 noyaux, aux points de vue fréquence et distribution des chiasmata, sont rassemblés dans le Tableau I.

A ce stade, nous n'avons observé que des figures normales à 11 bivalents. D'autres conformations, cependant, doivent exister, ainsi que nous l'a montré l'étude de la

diacinèse; toutefois, elles n'ont pas été trouvées parce que l'étude du diplotène n'a porté que sur un petit nombre de figures.

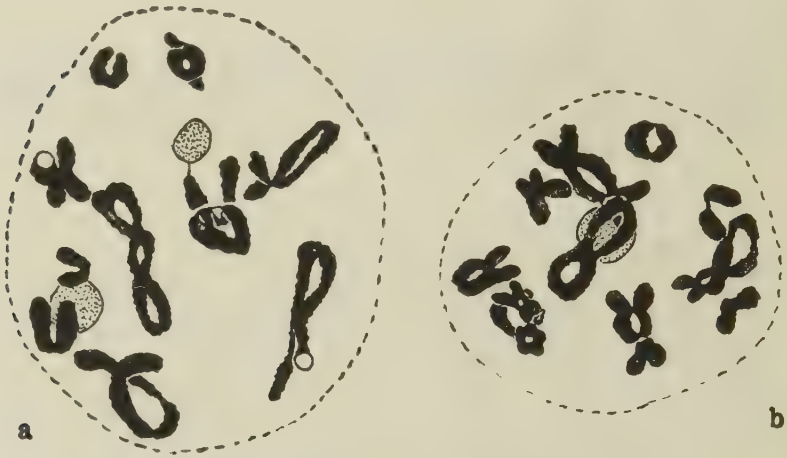


Fig. 5. — *a*, Noyau au diplotène montrant la distribution des chiasmata chez les onze bivalents. *b*, Un des derniers stades du diplotène montrant aussi la distribution des chiasmata. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2700.

2 — DIACINÈSE

À ce stade, les bivalents, en devenant plus courts et plus épais qu'au diplotène, s'écartent les uns des autres et se distribuent dans l'aire nucléaire.

L'étude de 100 figures des plus nettes nous a montré que la plupart (85 % environ) des diacinèses sont normales, offrant 11 bivalents, dont quatre plus longs et sept plus courts (fig. 6*a-d* et 7*a*, *b*). Dans les préparations obtenues avec le liquide de Navachine, les bivalents se montrent trop épais et la distinction des chiasmata n'est possible que chez quelques bivalents (figs. 6*b-d* et 7*a*, *b*). Cependant, cela n'arrive pas dans les figures obtenues avec le liquide de La Cour 2BE, où la distribution des chiasmata peut être étudiée, comme l'indique la figure 6*a*.

Quant au comportement du nucléole (ou des nucléoles),

dans ses rapports avec les bivalents nucléolaires, nous avons fait les observations suivantes:

Quelques figures montraient un seul nucléole, se colo-

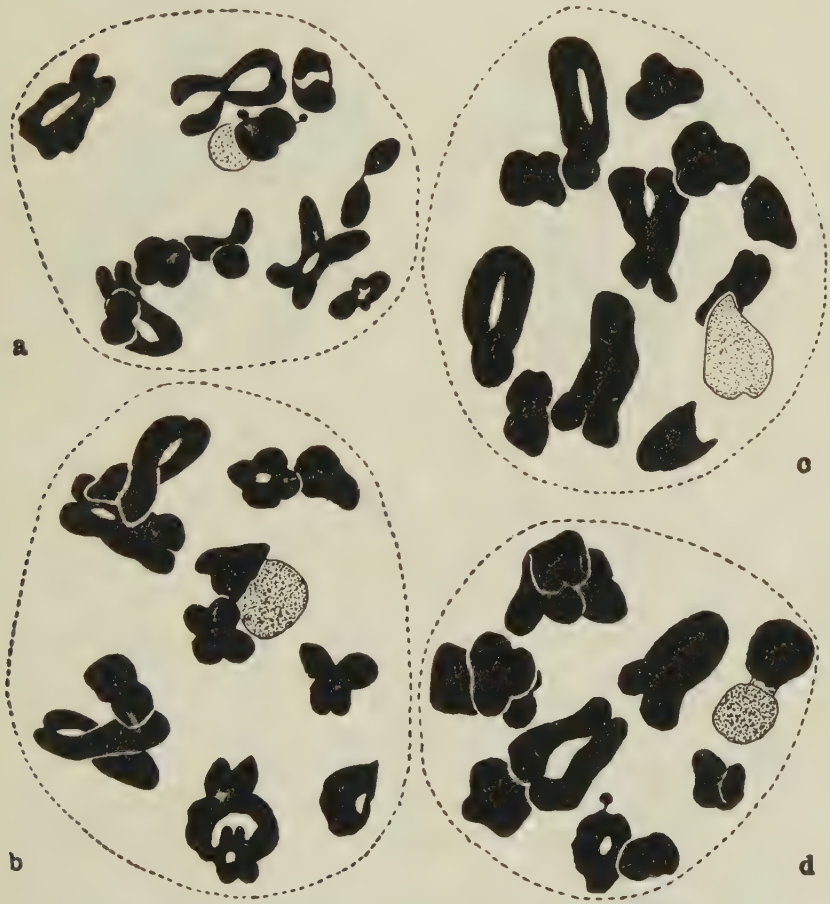


Fig. 6. — *a-d*, Diacinèses normales à 11 bivalents. Explication dans le texte. *a*, La Cour 2BE; *b-d*, Navachine; violet de gentiane. × 2700.

rant peu intensément et auquel nul bivalent n'était accolé (fig. 6*c*). Dans ces figures, les bivalents nucléolaires s'étaient déjà détachés du nucléole.

D'autres offraient un seul nucléole, auquel un seul bivalent était attaché (fig. 6*a*, *d*). Ces figures peuvent être

interprétées de deux façons différentes: 1) les deux bivalents étaient attachés à un nucléole unique, formé par la fusion des quatre nucléoles primaires; l'un des bivalents

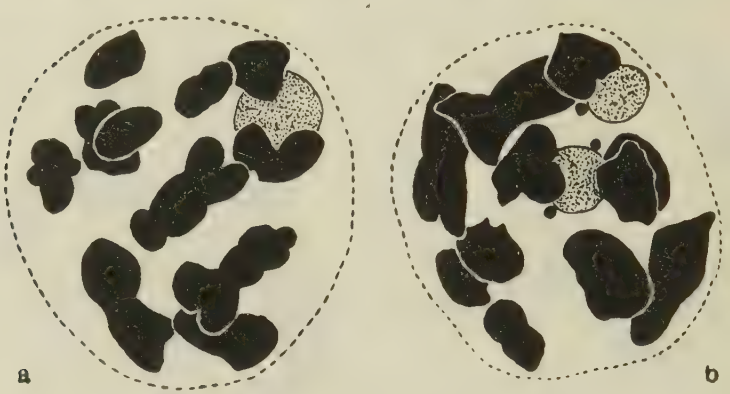


Fig. 7. — *a* et *b*, Diacinèses montrant 11 bivalents. Explication dans le texte. Navachine; violet de gentiane. × 2700.

s'est déjà détaché, tandis que l'autre reste encore accolé; 2) chacun des bivalents était attaché à son nucléole; mais un des nucléoles est disparu, tandis que l'autre n'a pas encore subi la dissolution complète.

D'autres figures présentaient un seul nucléole, auquel les deux bivalents étaient encore attachés (fig. 6*b*, 7*a*).

Quelquefois, enfin, nous avons trouvé des figures présentant deux nucléoles à chacun desquels un bivalent était accolé (fig. 7*b*).

On a, très souvent, observé des satellites, séjournant à la surface du nucléole (fig. 7*b* et 8*b*), ou déjà détachés de ce corps (fig. 6*a*, *d*).

Ces observations montrent donc, de toute évidence, qu'il y a, chez *N. Panizzianus*, quatre chromosomes nucléolaires, ainsi que quelques métaphases du méristème radiculaire nous l'ont montré.

Parmi les 100 figures examinées, nous en avons trouvé 15 présentant un gros tétravalent et 9 bivalents (fig. 8*a*). De ces 9 bivalents, deux sont plus longs, et correspondent probablement aux paires chromosomiques Lp et lm, et 7 plus petits, correspondant aux paires chromosomiques l.,

2 P.', pp et 3 p.. Le tétravalent est peut-être formé par les deux paires chromosomiques L. qui, comme nous l'avons vu, se présentent morphologiquement semblables dans les métaphases somatiques.

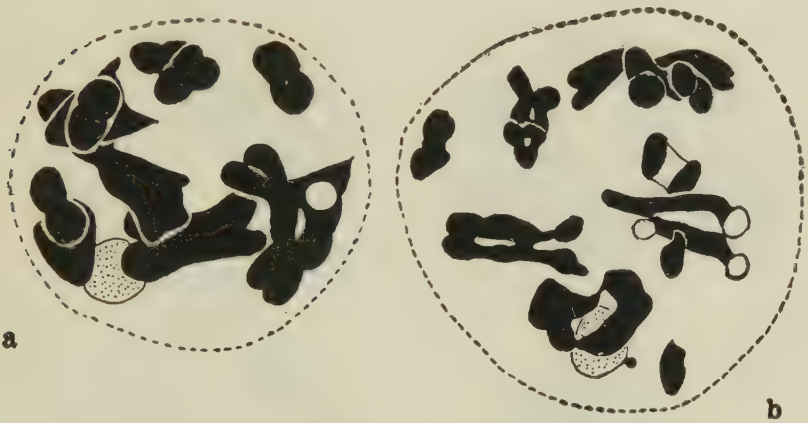


Fig. 8. — *a*, Diacinèse montrant un tétravalent, formé probab e-ment par les quatre chromosomes L., deux bivalents plus grands et sept plus petits; Navachine. *b*, Diacinèse montrant: un tétravalent formé par les quatre chromosomes P.', 8 bivalents et deux univalents p.. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2700.

Quelquefois (environ 2 % des cas), les quatre chromosomes nucléolaires s'accouplent aussi pour former un tétravalent (fig. 8*b*) qui se présente, en général, sous la forme de deux bivalents reliés par des chiasmata terminaux.

Dans quelques cas, les deux éléments d'un bivalent p. ne s'accouplent pas et forment deux univalents, comme dans la figure 8*b*. Cette absence d'accouplement n'est pas fréquente, puisque sur le grand nombre de figures examinées elle n'a été observée qu'une seule fois.

3 — PROMÉTAPHASE

Lorsque les forces déterminant la diacinèse commencent à s'atténuer, les deux bivalents nucléolaires sont assez souvent très proches et reliés, bout-à-bout, par des filaments (fig. 9*a-d*, 10*a*). Il est très difficile d'établir si cette associa-

tion est primaire ou secondaire. Cependant, comme la fréquence des tétravalents nucléolaires, dans les stades antérieurs à la prométaphase, était bien moindre que les associations à la prométaphase et que nous n'avons pas trouvé de

Fig. 9. — *a-d*, Figures des premiers stades de la prométaphase montrant les deux bivalents nucléolaires reliés bout-à-bout. On voit aussi, sur la fig. *d*, deux petits bivalents reliés par de minces filaments à un des plus grands bivalents. Navachine; violet de gentiane. × 2700.

conformations semblables dans les stades antérieurs, il est peu probable que cette liaison représente une véritable association primaire au moyen de chiasmata, mais qu'il constitue, au contraire, une manifestation de l'association secondaire qui, en débutant vers les derniers stades de la diacinèse, devient plus nette vers la prométaphase et la métaphase. A ces éléments, formés par l'association secondaire de deux bivalents, nous pourrons donner, avec GUSTAFSSON (1934 *a*, *b*, 1935, 1936), le nom de pseudotétravalents.

En dehors du rapprochement des deux bivalents nucléolaires, nous avons remarqué que les trois bivalents p. se rapprochaient aussi pendant la prométaphase pour former des groupes de trois. Ici, encore, ce rapprochement repré-

Fig. 10. — *a*, Un des premiers stades de la prométaphase montrant un groupe de deux et un autre de trois bivalents, reliés par de minces filaments; *b*, Le même stade dans une cellule qui a subi une mauvaise fixation; remarquer les nombreux filaments reliant les bivalents. Navachine; violet de gentiane. × 2700.

sente, sans doute, le début de l'association secondaire qui, comme nous le verrons par la suite, apparaît, d'une façon assez nette, à la métaphase. Quelquefois, ces trois bivalents sont, comme les bivalents nucléolaires, reliés par de minces filaments (fig. 10*a*). Des figures ont été observées qui montrent simultanément les deux bivalents nucléolaires et les trois p. reliés par des filaments (fig. 10*a*).

Quelle est, cependant, l'origine de ces filaments? Nous croyons, d'accord avec HEILBORN (1935) et en opposition avec GUSTAFSSON (1934 *a*, *b*, 1936), que ces filaments sont dûs à une fixation imparfaite.

La formation de ces filaments pourra être conçue de la façon suivante:-Lorsque les forces de la diacinèse disparaîssent, les forces produisant l'association secondaire entrent en action. Les bivalents qui ont une certaine homologie s'attirent et cette attraction les mettra souvent en

contact. De cette façon, on conçoit facilement que, par suite d'une contraction des bivalents pendant une mauvaise fixation, il puisse résulter des filaments, formés par de la matière chromosomique et reliant les bivalents qui étaient en contact ou très voisins. Que la nature de ces filaments est artificielle est suggéré par les faits suivants: 1) ils sont plus nets sur les figures qui ont subi une fixation imparfaite (fig. 10*b*); 2) ils n'ont pas, comme HEILBORN (1935) le remarque, de direction définie (fig. 10*b*) (1); 3) ils peuvent relier (fig. 10*b*) des bivalents quelconques (le fait que ces filaments sont plus fréquents entre les bivalents qui présentent l'association secondaire n'a rien d'étonnant, vu qu'ils sont plus fréquemment en contact ou très rapprochés).

4—MÉTAPHASE

Les bivalents se disposent dans la plaque équatoriale. Comme ils ont subi une contraction longitudinale considérable, ils apparaissent très épais, n'offrent pas de centromères visibles et possèdent les aires de répulsion entre les chiasmata successifs à peu près indistinctes. Tous ces faits rendent presque impossible l'analyse de la fréquence et de la distribution des chiasmata. Malgré cela, nous avons réussi à analyser quelques vues de profil de certaines figures tout à fait exceptionelles.

Les 11 bivalents de trois de ces plaques ont été dessinés séparément dans la fig. 11. Nous y indiquons le nombre de chiasmata total et terminal pour chaque bivalent, ainsi que pour l'ensemble des onze bivalents.

---

(1) Nous avons remarqué que chez les bivalents nucléolaires le filament avait une direction apparemment définie, puisqu'il reliait toujours les extrémités proximales de ces deux bivalents. Nous croyons, cependant, que ce fait peut s'expliquer de la façon suivante: - Les bivalents nucléolaires sont assez souvent attachés au même nucléole par leurs extrémités proximales. Ces extrémités seront ainsi les régions de ces bivalents qui le plus souvent se trouveront le plus rapprochées. De cette façon, elles entreront en contact plus fréquemment que les autres régions et des filaments reliant ces extrémités se formeront presque toujours, ou, tout au moins, plus fréquemment que pour d'autres régions.

Le bivalent Lp possède, quelquefois, un seul chiasma interstitiel; parfois, cependant, il montre un nombre de chiasmata supérieur et, dans ces cas, il est très difficile à distinguer des bivalents L.. Ces deux bivalents possèdent, souvent, trois chiasmata sur la branche longue, dont l'un est terminal; quelquefois, cependant, ils présentent deux

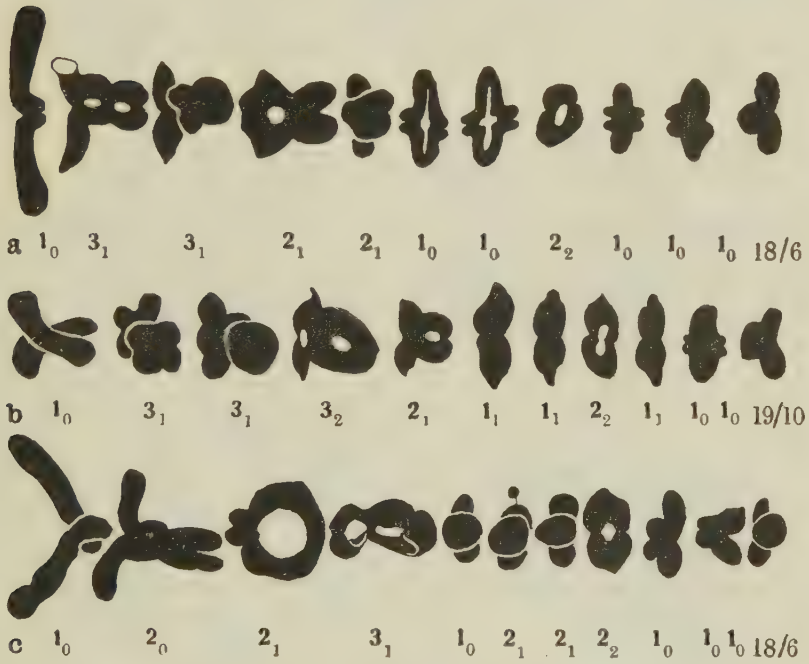


Fig. 11. — *a-c*, Les onze bivalents de trois plaques dessinés séparément. Explication dans le texte. × 2700.

chiasmata interstitiels, ou un interstitiel et un autre terminal. Le couple lm se distingue facilement des autres, puisque la branche courte forme, en général, un chiasma qui est «terminalisé» à ce stade; la branche l possède ou bien un seul chiasma interstitiel, ou bien deux chiasmata dont l'un est terminal et l'autre interstitiel. Les bivalents P.' peuvent présenter: un chiasma interstitiel et un autre terminal; un seul chiasma interstitiel; un seul terminal. Le bivalent pp présente, en général, deux chiasmata terminaux. Les biva-

lents p., enfin, possèdent souvent un chiasma interstitiel et quelquefois un chiasma terminal.

Comme on le voit, beaucoup de chiasmata interstitiels persistent jusqu'à la métaphase, ce qui montre que la «terminalisation» est assez faible chez *N. Panizzianus*. On s'en rendra compte, d'une façon plus précise, en consultant le Tableau I, où nous avons rassemblé les données, sur la fréquence et la distribution des chiasmata au diplotène moyen et à la métaphase, obtenues par l'analyse de 10 noyaux.

TABLEAU I

Fréquence et distribution des chiasmata au diplotène moyen et à la métaphase I

N.° de noyaux	N.° total de bivalents	N.° total de chiasmata	N.° total de chiasmata interstitiels	N.° total de chiasmata terminaux	N.° moyen de chiasmata par bivalent	N.° moyen de chiasmata interstitiels par bivalent	N.° moyen de chiasmata terminaux par bivalent	Coefficient de «terminalisation»	Stade
10	110	186	119	67	1,69	1,08	0,6	0,35	Diplotène moyen
10	110	172	96	76	1,56	0,87	0,69	0,44	Métaphase

Les vues polaires de la métaphase montrent, souvent, quatre bivalents plus grands et sept plus petits (fig. 12 *a*). Quelquefois, cependant, on y remarque, comme à la diacinèse, un gros tétravalent; ces figures montrent donc 3 éléments chromosomiques plus grands et 7 plus petits (fig. 13 *d-g*). D'autres fois, comme à la diacinèse encore, il existe un tétravalent formé par les chromosomes nucléolaires; ces figures présentent ainsi 5 éléments plus gros et 5 plus petits (fig. 13 *h, i*).

L'association secondaire, qui était déjà évidente à la prométaphase, devient plus nette à la métaphase. Elle a été observée entre les deux bivalents P.' qui forment, assez souvent, un groupe de deux et entre les trois bivalents p. qui peuvent former un groupe de deux, ou bien un groupe de trois.

Etant données les associations primaires et secondaires

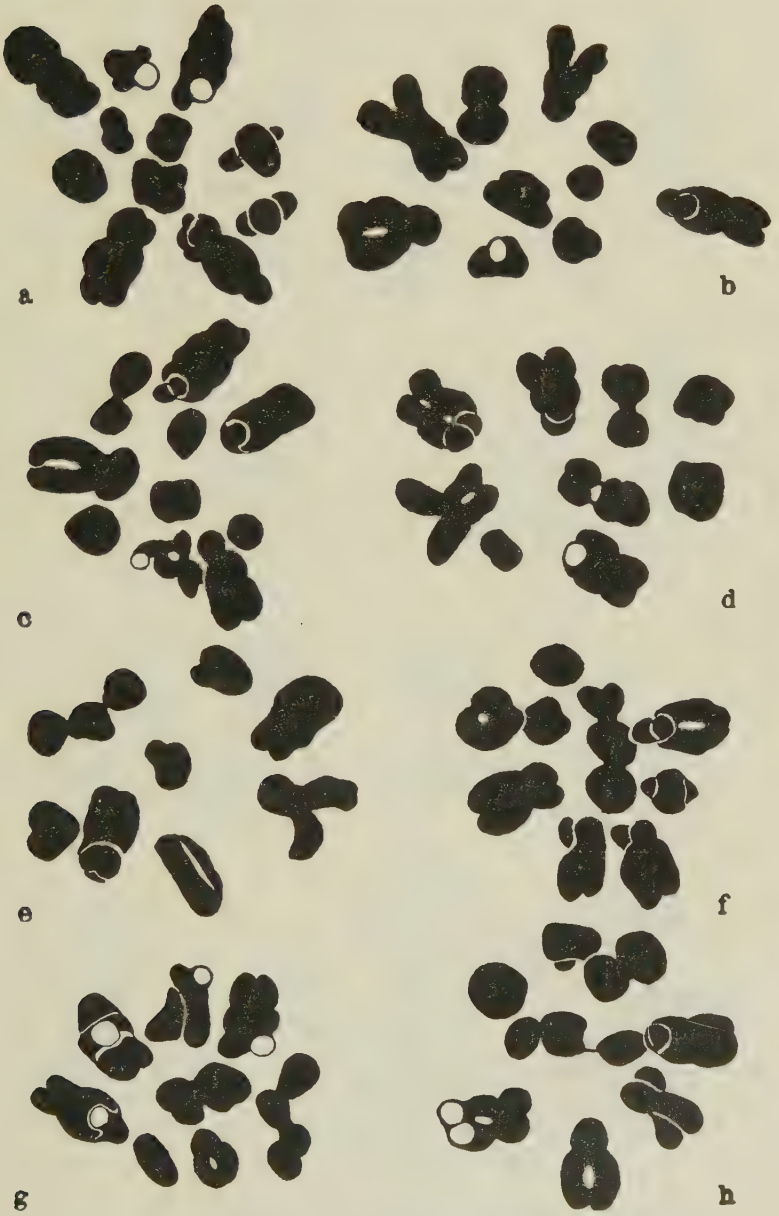


Fig. 12. – *a-h*, Métaphases de la division hétérotypique. Explication dans le Tableau II. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2700.

TABLEAU II

Types d'association trouvés à la métaphase I chez *N. Panizzianus* Parl.

Type d'association	$11_{II} = 11$ (fig. 12 *a*)	$9_{II} + 1 (2_{II}) = 10$ (fig. 12 *b, c*)	$7_{II} + 2 (2_{II}) = 9$ (fig. 12 *d*)	$8_{II} + 1 (3_{II}) = 9$ (fig. 12 *e, f*)	$6_{II} + 1 (2_{II}) + 1 (3_{II}) = 8$ (fig. 12 *g, h*, et 13 *a, b, c*)	1_{IV} L. $+ 9_{II} = 10$ (fig. 13 *d*)	1_{IV} L. $+ 7_{II} + 1 (2_{II}) = 9$ (fig. 13 *e*)	1_{IV} L. $+ 5_{II} + 2 (2_{II}) = 8$ (fig. 13 *f*)
Nombre des cas trouvés	17	23	21	6	14	2	1	1
Pourcentage	18,8 %	25,5 %	23,3 %	6,6 %	15,5 %	2,2 %	1,1 %	1,1 %

1_{IV} L. $+ 6_{II} + 1 (3_{II}) = 8$	1_{IV} L. $+ 4_{II} + 1 (2_{II}) + 1 (3_{II}) = 7$ (fig. 13 *g*)	1_{IV} P.' $+ 9_{II} = 10$	1_{IV} P.' $+ 7_{II} + 1 (2_{II}) = 9$ (fig. 13 *h*)	1_{IV} P.' $+ 6_{II} + 1 (3_{II}) = 8$ (fig. 13 *i*)	1_{IV} L. $+ 1_{IV}$ P.' $+ 7_{II} = 9$	1_{IV} L. $+ 1_{IV}$ P.' $+ 5_{II} + 1 (2_{II}) = 8$	1_{IV} L. $+ 1_{IV}$ P.' $+ 4_{II} + 1 (3_{II}) = 7$	
	1		2	2				90
	1,1 %		2,2 %	2,2 %				

$_{IV}$ L. désigne le tétravalent formé par les chromosomes longs, probablement les quatre chromosomes L..

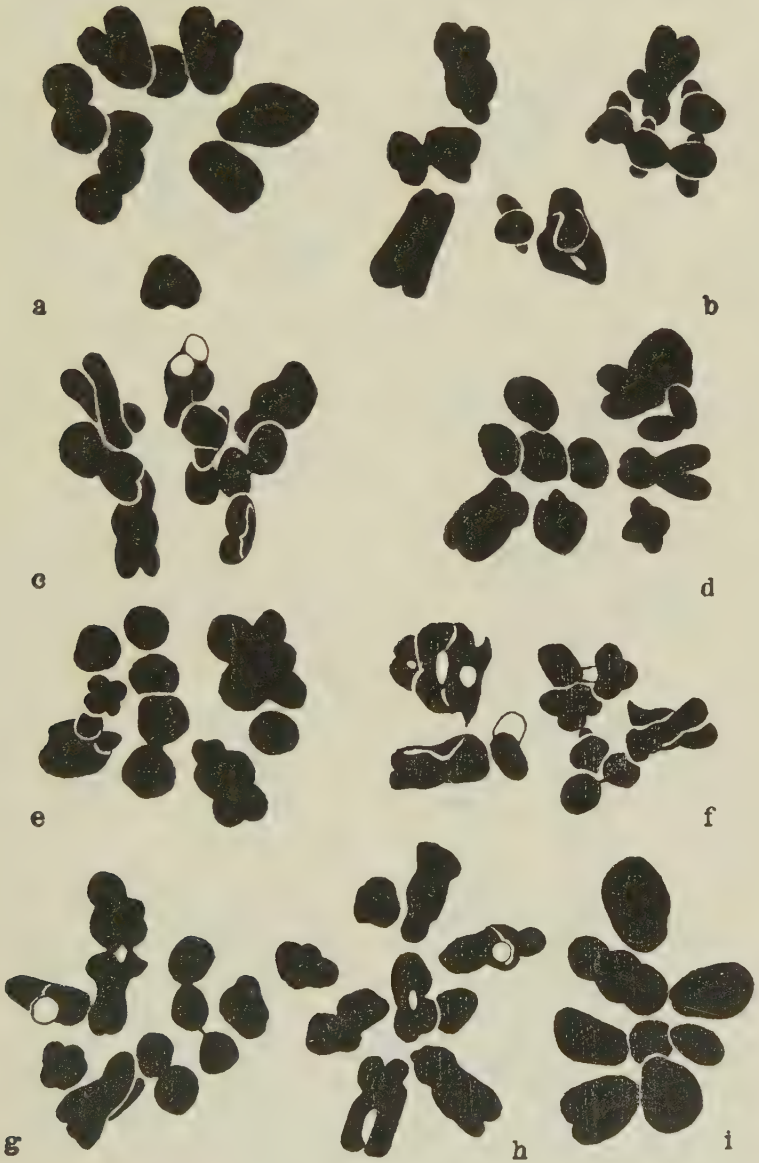


Fig. 13. — *a-i,* Métaphases de la division hétérotypique. Explication dans le Tableau II. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2700.

mentionnées, les plaques équatoriales présentent des conformations variées. Pour les étudier, nous avons analysé 90 plaques des plus nettes. Les résultats de ces analyses ont été rassemblés dans le Tableau II, où nous indiquons tous les types possibles de conformations, ainsi que leur fréquence. Certaines des conformations possibles n'ont pas été trouvées, sans doute à cause du nombre peu élevé d'observations et du fait qu'il n'est souvent pas possible de décider s'il s'agit d'une association primaire ou d'une association secondaire pour les bivalents P.'.

Le Tableau II (pag. 178) montre assez nettement que le nombre des éléments chromosomiques des plaques équatoriales n'est pas toujours 11; il peut être inférieur: 10, 9, 8 et 7. L'apparition de ce dernier nombre a une importance spéciale, puis qu'elle semble montrer que le nombre 11 a été secondairement dérivé de 7.

Outre les conformations mentionnées dans le Tableau II, il en a été trouvée une autre. En effet, comme nous l'avons déjà constaté à la diacinèse, il arrive parfois que deux chromosomes p. ne s'accouplent pas et forment des univalents (fig. 14 *a-d*). La position de ces univalents peut varier: un de chaque côté de la plaque (fig. 14*a*, *b*, *d*); les deux du même côté (fig. 14*c*); les deux dans le plan de la plaque; et, enfin, un dans le plan de la plaque et l'autre hors d'elle. Dans certains cas, les univalents montrent des indices de clivage longitudinal (fig. 14*a*, *c*), ce qui indique qu'ils se dissocient quelquefois à la première division.

Des figures suggérant une association entre certains bivalents longs et certains bivalents courts (très probablement des bivalents p.) sont aussi apparues (fig. 14*e-h*). Nous avons pensé tout d'abord à la nature artificielle de ces associations. Leur régularité et leur fréquence paraissent cependant indiquer la réalité de leur existence. S'il en est ainsi, ces associations peuvent être interprétées comme étant dues à l'existence de segments homologues sur des chromosomes morphologiquement différents.

Fig. 14. — *a-d*, Plaques équatoriales de la division hétérotypique présentant 10 bivalents et deux univalents; *e-h*, Figures suggérant l'existence d'associations entre certains bivalents longs et d'autres courts. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2700.

5 — ANAPHASE ET TÉLOPHASE

La plupart des figures d'anaphase sont normales et l'on y constate l'existence de onze chromosomes, clivés longitudinalement, émigrant vers chaque pôle (fig. 15*a*). Comme

Fig. 15. — *a*, Anaphase normale montrant 11 chromosomes émigrant vers chaque pôle. *b* et *c*, Les deux moitiés de la même anaphase; *b* montre assez nettement un groupe de deux et un autre groupe de trois, tandis que dans la figure *c* les deux chromosomes P.' sont un peu écartés. Carmin-acétique. × 2200.

il est alors possible de distinguer les chromosomes les uns des autres, nous avons pu vérifier, sur quelques figures, que l'association secondaire persiste pendant l'anaphase, fait déjà constaté par d'autres auteurs chez d'autres plantes.

Ainsi, on voit, sur la figure 15*b*, un groupe de deux, formé par les chromosomes P.' et un groupe de trois, formé par les chromosomes p.. Quelquefois, les éléments de ces groupes sont en contact et, d'autres fois, ils sont un peu plus écartés, mais reliés par de minces filaments.

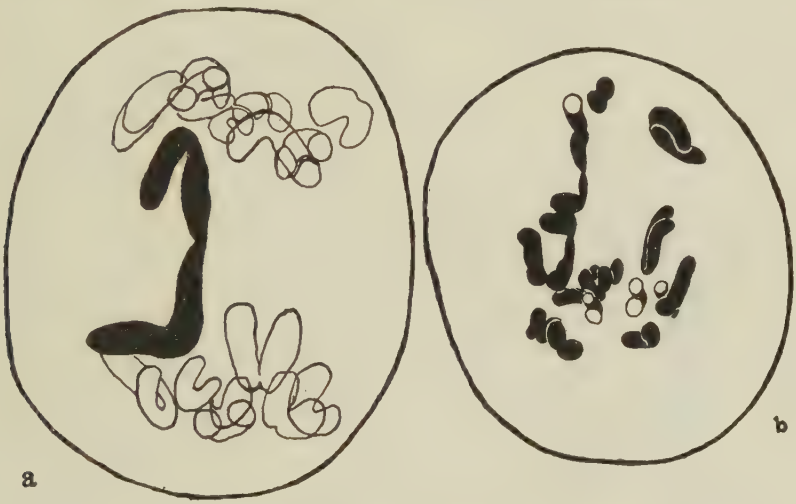


Fig. 16. — *a*, Anaphase I montrant un bivalent retardataire (probablement un des deux bivalents L.). Les deux chromatides associés sont reliés bout-à-bout. Carmin-acétique. *b*, Anaphase I montrant aussi un retardataire; ici, les chromatides non séparés sont probablement associés encore au moyen d'un chiasma interstitiel; remarquer l'étirement des chromatides associés. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

En dehors des figures ayant une dissociation anaphasique normale, nous avons trouvé quelques irrégularités, dont les plus importantes sont les suivantes:

a) *Retard dans la dissociation de certains bivalents.*— Très souvent, un des plus longs bivalents, probablement un des deux L., se dissocie plus difficilement que les autres et reste ainsi en retard en relation aux autres chromosomes qui, parfois, gagnent les pôles avant la complète séparation des deux partenaires de ce bivalent. Dans quelques cas, ce retardataire présente deux chromatides complètement libres, tandis que les deux autres sont encore attachés bout-à-bout (fig. 16*a*). Dans d'autres cas, les chromatides

qui se séparent plus tardivement sont reliéspar un chiasma interstitiel qui n'a pas encore été défait (fig. 16*b*). Sous l'influence de l'attraction polaire les chromatides reliés subissent un étirement longitudinal, particulièrement net sur la fig. 16*b*.

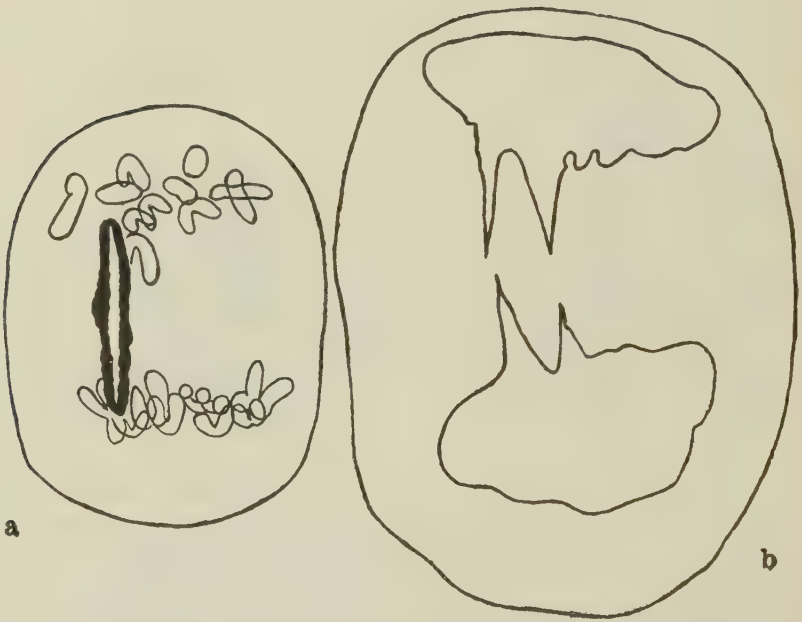


Fig. 17. — *a*, Anaphase I montrant un retard dans la dissociation d'un bivalent accompagné de tension. La Cour 2 BE; violet de gentiane. *b*, Télophase I résultant, probablement, de la conformation représentée dans la fig. *a*. Carmin-acétique. × 2200.

Une seule figure (fig. 17*a*) a été trouvée montrant les deux paires de chromatides reliés bout-à-bout. Comme les chromatides sont fortement étirés et qu'il n'existe aucun fragment, il ne doit pas s'agir d'un double pont, mais seulement d'un délai dans la dissociation accompagné de tension. Après avoir subi un fort étirement, les deux chromatides peuvent se séparer au niveau du plan équatorial, en donnant naissance, à la télophase, à des images comme celle représentée dans la figure 17*b*.

La figure 18*a* représente probablement aussi un cas de

retard dans la dissociation d'un autre bivalent dont aucun des éléments constitutifs n'a gagné les pôles. Ce bivalent restera dans le cytoplasme, où il peut former un micronoyau.

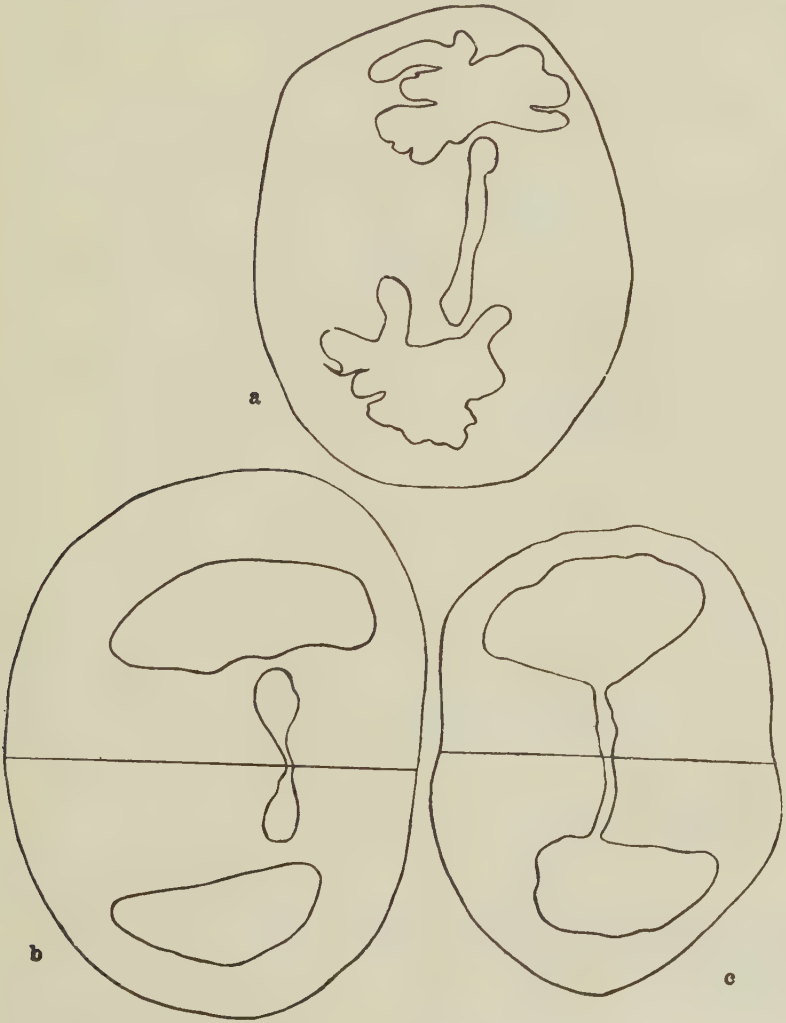


Fig. 18. — *a-c*, Anomalies à la télophase I. Explication dans le texte. Carmin-acétique. × 1750.

Par suite de la formation de la cloison, ce micronoyau pourra, peut-être, se cliver en donnant naissance à deux micronoyaux, chacun desquels reste dans une des cellules-filles

(fig. 19*b*). Il pourra peut-être arriver que les régions des centromères d'un bivalent retardé, comme celui représenté dans la figure 18*a*, soient incluses dans les groupes chromosomiques polaires. Dans ce cas, les deux noyaux-fils pourront rester en communication (fig. 18*c*) par un gros tractus chromatique (1).

Quelles sont, cependant, les causes des phénomènes de retard et de tension présentés par certains bivalents? En ce qui concerne le plus long bivalent L., qui présente ces phénomènes le plus fréquemment, nous avons constaté qu'à l'anaphase aussi, il peut former des ponts chromosomiques, ce qui prouve qu'un des éléments de ce couple porte une inversion. C'est pourquoi nous croyons, suivant ainsi DARLINGTON (1937), que les phénomènes de retardement et de tension observés sur ce bivalent sont dûs à la formation de deux chiasmata réciproques dans la région invertie de ce bivalent (*l. c.* pag. 268).

Le bivalent retardataire représenté dans la figure 18*a* n'a été trouvé qu'une seule fois. Aussi n'avons-nous pu l'identifier et déterminer avec certitude les causes de son retard. Bien que nous n'ayons pas trouvé de ponts qui lui correspondent, nous pouvons suggérer que les causes sont peut-être les mêmes que pour le bivalent L.. Cependant, cette image n'ayant été observée qu'une seule fois, nous pouvons penser aussi qu'elle a été produite par une cellule exceptionnelle, où tous les chiasmata des autres bivalents se sont aisément défaits, tandis que ceux de ce bivalent se sont défaits avec plus de difficulté (2).

b) *Ponts anaphasiques.* — Trois types de ponts formés par les plus longs bivalents ont été trouvés. Dans le premier type le pont est assez long et le fragment acinétique court (fig. 19*a*).

---

(1) Cette conformation pourrait seulement être interprétée comme étant un pont, en supposant que le fragment était si petit qu'il n'était pas visible.

(2) Nous pourrions encore, avec RIBBANDS (1937), attribuer ce retard à des irrégularités d'orientation des bivalents dans le plan équatorial. Cependant, nous n'en avons trouvé aucune à la métaphase.

Ce pont est donc comparable à celui qu'a trouvé NAGAO (1933) chez une autre variété (probablement «Paper White») qui, comme la nôtre, possédait 22 chromosomes somatiques.

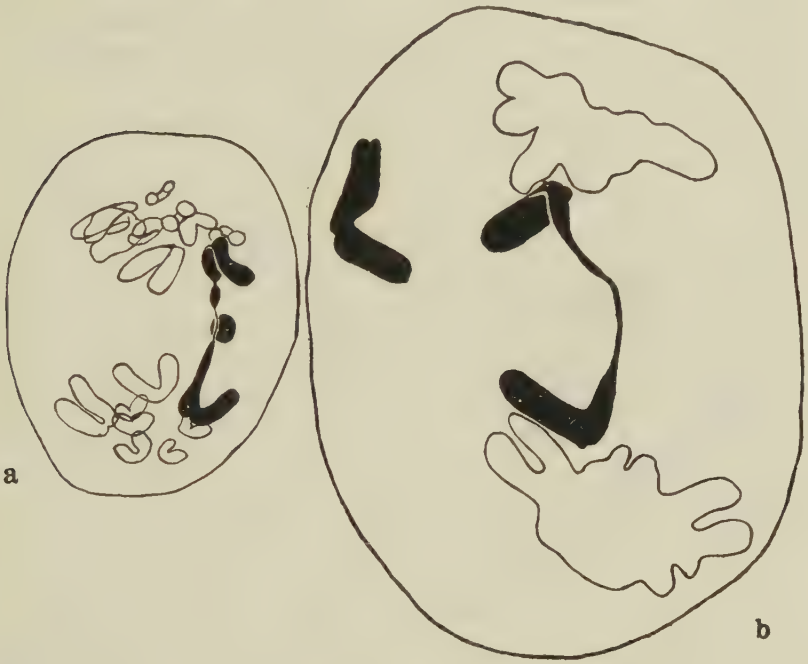


Fig. 19. — *a*, Pont anaphasique (premier type). La Cour 2BE; violet de gentiane. *b*, Pont anaphasique (deuxième type). Carmin-acétique. × 2200.

Le deuxième type diffère du premier par le fait que le pont est bien plus mince et le fragment acinétique bien plus long (fig. 19*b* et 20*a*, *b*).

L'étude des ponts anaphasiques a été faite particulièrement par DARLINGTON et son école (DARLINGTON, 1936, 1937; RICHARDSON, 1936; UPCOTT, 1937; FRANKEL, 1937; RIBBANDS, 1937; etc.). Les investigations de ces auteurs ont montré que les ponts doivent résulter du «crossing-over» entre des régions relativement inverties existant dans les deux chromosomes accouplés. Dans le cas le plus simple, celui de la formation d'un seul chiasma dans l'inversion, ils résultent, à l'anaphase, deux chromatides normaux, un chromatide

dicentrique, c'est à dire, à deux centromères, et un fragment acentrique, c'est à dire, dépourvu de centromère. A l'anaphase I, le chromatide dicentrique formera le pont.

Les choses, cependant, ne sont pas toujours aussi simples, puisqu'un nombre de chiasmata, supérieur à un, peut se former dans l'inversion et que des chiasmata pour-

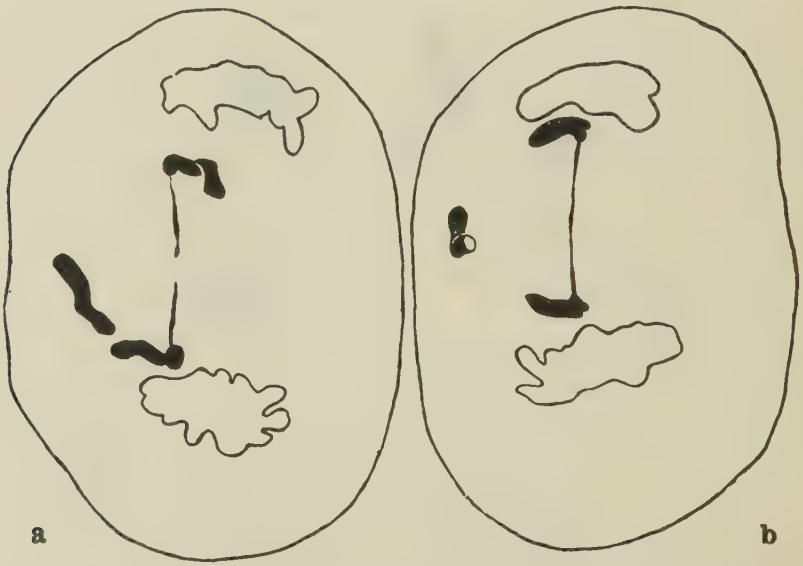


Fig. 20. — *a*, Pont anaphasique venant de se rompre au plan équatorial. *b*, Le même avant de se rompre. Explication dans le texte. La Cour 2 BE; violet de gentiane. × 2200.

ront se former aussi dans la région proximale à l'inversion. Dans ces cas, les conformations qui en résultent peuvent être plus complexes et elles dépendent des relations des chiasmata contenus dans l'inversion, ainsi que des relations de ces chiasmata avec celui qui est proximal à l'inversion (voir à ce sujet les travaux de DARLINGTON et de son école).

Etant donnés les résultats obtenus par l'école anglaise, nos observations révèlent qu'il existe des inversions dans les chromosomes de *N. Panizzianus*. Comme nous n'avons pas trouvé d'autres complications (doubles ponts, chromatides en anneau, ponts à l'anaphase II) que le pont et le fragment,

les deux types décrits de dissociation anaphasique avec formation de pont appartiennent, tous les deux, au type 2 de DARLINGTON qui, selon cet auteur, peut prendre naissance de la façon suivante: 1) ou bien par la formation d'un seul chiasma dans l'inversion; 2) ou par la formation de deux chiasmata «disparate» dans l'inversion; 3) ou bien encore par la formation d'un chiasma proximal à l'inversion, qui est, à son tour, «comparate» (réciproque ou complémentaire) par rapport aux chiasmata dans l'inversion (DARLINGTON, 1937, pag. 268).

Comme les images anaphasiques peuvent donner quelques indications sur la longueur et la position des inversions (RICHARDSON, 1936; DARLINGTON, 1937; DARLINGTON et GAIRDNER, 1937; GEITLER, 1937), nous analyserons à cet égard ces deux types de ponts. Le premier possède un pont assez long et un fragment qui a, approximativement, la moitié de la longueur de la branche. De cette façon, selon GEITLER (1937), l'inversion se trouve dans la moitié distale de la branche chromosomique et mesure, au maximum, la longueur du fragment.

Le deuxième type forme un pont assez mince et un fragment plus long que la branche chromosomique. L'inversion sera ainsi localisée proche du centromère et elle aura, toujours selon GEITLER (1937), une longueur maxima égale au double de la longueur de la branche moins la longueur du fragment.

Le troisième type de pont est représenté dans la figure 21. Le pont, qui vient de se rompre, était assez petit et reliait deux chromatides qui ont, chacun, un centromère. En dehors de ces deux chromatides, il y en a deux autres, possédant aussi, croyons-nous, des centromères orientés vers les deux pôles opposés, comme les chromatides qui étaient reliés par le pont. L'existence d'un fragment n'a pas éte établie de façon précise. Cependant, comme nous avons observé une granule localisée dans le plan équatorial, dans une région voisine des extrémités des deux chromatides qui n'étaient pas reliés par le pont, nous croyons que cette granule est le fragment.

Cette conformation n'étant apparue qu'une seule fois, nous n'avons pu l'étudier suffisament. Mais étant donné

la petitesse du fragment et l'existence de quatre chromatides, nous pourrons peut-être attribuer la naissance de ce type de pont à la formation d'un chiasma dans une inversion localisée dans la branche courte du chromosome. Comme

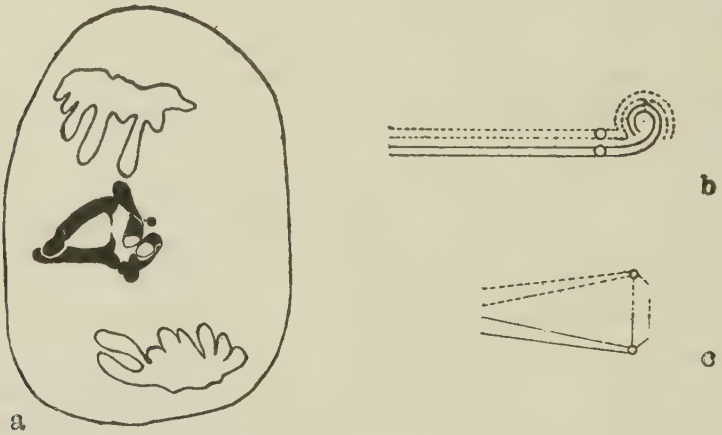


Fig. 21. — *a*, Le troisième type de pont anaphasique. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200. *b* et *c*, Schémas montrant comment un tel type de pont pourrait être engendré. Explication dans le texte.

cette branche est très petite, nous pourrons même penser que la branche courte était invertie sur toute sa longueur. Le mécanisme de la formation de ce pont est représenté schématiquement dans la fig. 21*b* et *c*. D'après ce schéma, les quatre chromatides devraient être reliés deux à deux dans la région du centromère. La figure, par contre, montrait ces chromatides complètement séparés. Cette séparation pourrait, cependant, avoir été produite par la division précoce des centromères, phénomène déjà observé par d'autres auteurs chez d'autre matériel (RICHARDSON, 1936, chez l'hybride *Lilium Martagon album* × *L. Hansonii*). La position des deux chromatides non reliés par le pont ne correspond pas non plus à la position qu'ils devraient occuper d'après le schéma. Nous croyons, toutefois, que cela peut s'expliquer en supposant que la position initiale des chromatides a été changée en celle qu'ils occupent dans la figure par les forces qui ont provoqué la disparition de certains chias-

mata, formés sur les branches longues de ces deux chromatides.

Il est très difficile d'identifier avec précision les chro-

Fig. 22. — *a*, *b* et *c*. Ponts anaphasiques formés probablement par les bivalents p.. Explication dans le texte. En dehors du pont, la fig. *c* montre aussi deux univalents, clivés longitudinalement, dans le plan équatorial. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

mosomes qui portent les inversions. Pour le premier type de pont, aucun doute n'est possible, puisque le chromosome a été identifié à l'anaphase (fig. 19 *a*): le pont est formé par un des bivalents L.. Pour les deuxième et troisième

types, nous ignorons si ces ponts sont produits par un des bivalents L., ou par le bivalent Lp. Cependant, devant la petitesse, toujours constatée à l'anaphase (fig. 19*b*, 20*a*, *b* et 21*a*), de la branche courte des chromosomes, nous croyons plus probable que ces deux types de ponts soient aussi

Fig. 23. — *a*, Télophase I montrant le fragment acinétique expulsé dans le cytoplasme, où il subit les modifications télophasiques et finit par se transformer en micronoyau. La Cour 2BE; violet de gentiane. *b*, Micronoyau formé par un tel fragment acinétique. Les autres éléments constitutifs du pont ont été inclus dans les groupes chromosomiques polaires. Carmin-acétique. × 1850.

formés par les bivalents L.. S'il en est ainsi, il est encore une question à laquelle nous n'avons pu répondre: tous les types de ponts sont-ils formés par un seul bivalent L., ou simultanément par les deux bivalents L. existant dans la garniture?

Les petits bivalents, très probablement les bivalents p. peuvent former aussi des ponts, comme le montrent les figures 22*a*, *b* et *c*. S'est ainsi que dans les figures 22*a* et *b* tous les bivalents se sont dissociés normalement, sauf un des petits qui montre deux chromatides déjà séparés, tandis que les deux autres sont étirés et reliés bout-à-bout par un tractus chromatique. Dans la figure 22*c*, on voit, dans le

plan équatorial, en dehors de deux univalents clivés longitudinalement, un bivalent ayant deux chromatides libres et les deux autres reliés par un filament. On voit aussi, sur le trajet de ce filament, au voisinage de l'extrémité du chromatide orienté vers le pôle supérieur, une région allongée

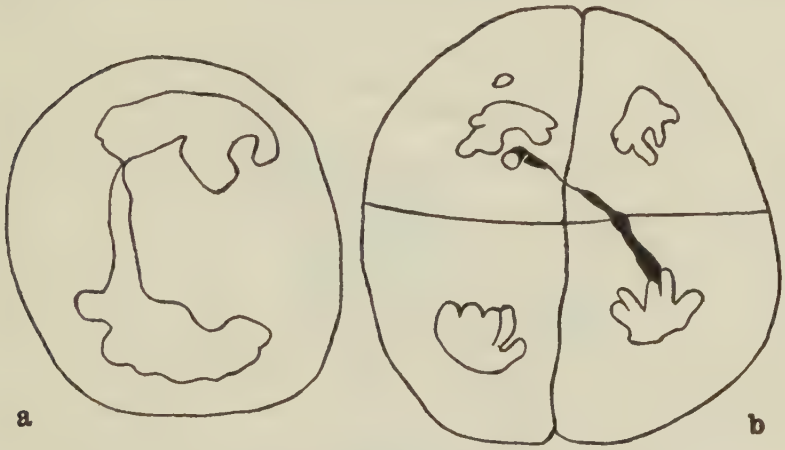


Fig. 24. — *a*, Télophase I montrant probablement un pont, qui n'a pas été rompu, reliant les deux noyaux-fils. *b*, Télophase II présentant un pont qui a persisté depuis l'anaphase I. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

plus épaisse que le filament. Cette région représente sans doute un assez petit fragment qui n'était pas visible dans les figures 22*a* et 22*b*. Malgré l'absence de fragment dans les figures 22*a* et *b*, nous croyons que toutes ces images représentent le même type de pont et qu'il a été engendré par suite de la formation d'un chiasma dans une inversion très courte, située à l'extrémité distale du chromosome. L'existence de cette inversion explique peut-être le manque de «terminalisation» que les bivalents p. peuvent présenter.

Qu'elle est maintenant la destinée des éléments constitutifs des ponts? Le fragment acinétique se comporte d'une manière passive, demeurant fréquemment expulsé dans le cytoplasme (fig. 23*a*), où il subira les transformations télophasiques et où il se transformera en un micronoyau (fig. 23*b*). Parfois, sans doute, mais rarement, il pourra

être inclus dans le groupe chromosomique polaire dont il est le plus proche.

En ce qui concerne les autres éléments du pont, plusieurs cas pourront se présenter: 1) Les ponts pourront ne pas se rompre et les chromatides pourvus de centromères être inclus dans les groupes polaires. Dans ce cas, les deux

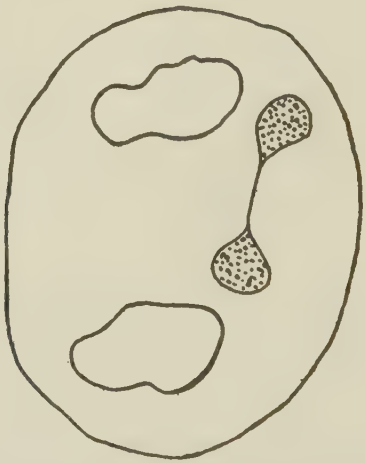


Fig. 25. — Télophase I présentant, vraisemblablement, un pont qui n'a pas été enfermé dans les groupes polaires. Il forme deux micronoyaux, reliés par un mince tractus. Carmin-acétique. × 2200.

noyaux télophasiques persisteront reliés par le pont (fig. 24*a*); celui-ci apparaîtra complet à la deuxième division (fig. 24*b*) et reliera, à la télophase, deux noyaux-fils différents; 2) A la télophase I, sous l'influence de l'attraction polaire, le chromatide dicentrique du pont subit un étirement considérable; il s'amincit beaucoup et finit par se rompre (fig. 20*a*) au niveau du plan équatorial. Les éléments émigrant vers les pôles opposés sont inclus dans les groupes polaires. Les parties incluses dans chacun des groupes polaires sont constituées par un chromatide normal et par un autre plus petit, déficient, et ces chromatides se dissocieront à l'anaphase II; 3) Le pont pourra se rompre, comme dans le cas 2, mais leurs chromatides pourront n'être pas inclus dans les groupes télophasiques; ils forme-

ront, dans ce cas, deux micronoyaux; 4) Le pont pourra ne pas se rompre et les chromatides n'être pas inclus dans les groupes télophasiques; l'ensemble pourra former un seul micronoyau, ou deux reliés par un mince tractus chromatique, engendré par le chromatide dicentrique très étiré (fig. 25 et 26).

Fig. 26. — Anomalies à la télophase I. *P*, Pont qui est resté expulsé dans le cytoplasme; il est sur le point de se transformer en deux micronoyaux, reliés par un mince filament. *f*, Fragment acinétique formant un micronoyau. lm, Un chromosome lm qui n'a pas gagné le pôle supérieur. Carmin-acétique. × 2200.

Quelquefois, croyons-nous, les ponts pourront gêner la séparation des éléments de quelques bivalents. Ainsi, la figure 26 montre deux chromatides, appartenant probablement au bivalent des chromosomes lm, qui n'ont pas gagné le pôle, peut-être à cause de l'existence d'un pont qui a empêché leurs mouvements. Le pont, le fragment acinétique et le chromosome lm qui n'a pas gagné le pôle supérieur sont sur le point de se transformer en micronoyaux.

c) *Dissociation d'univalents.* — A la métaphase, il peut y avoir, comme nous l'avons déjà dit, deux univalents. Ces univalents sont répartis au hasard dans la cellule. A l'anaphase, leur comportement ne diffère en rien de celui qui a été établi pour les univalents de beaucoup d'autres plantes. Ainsi, quelquefois, ils peuvent, tous les deux, gagner le

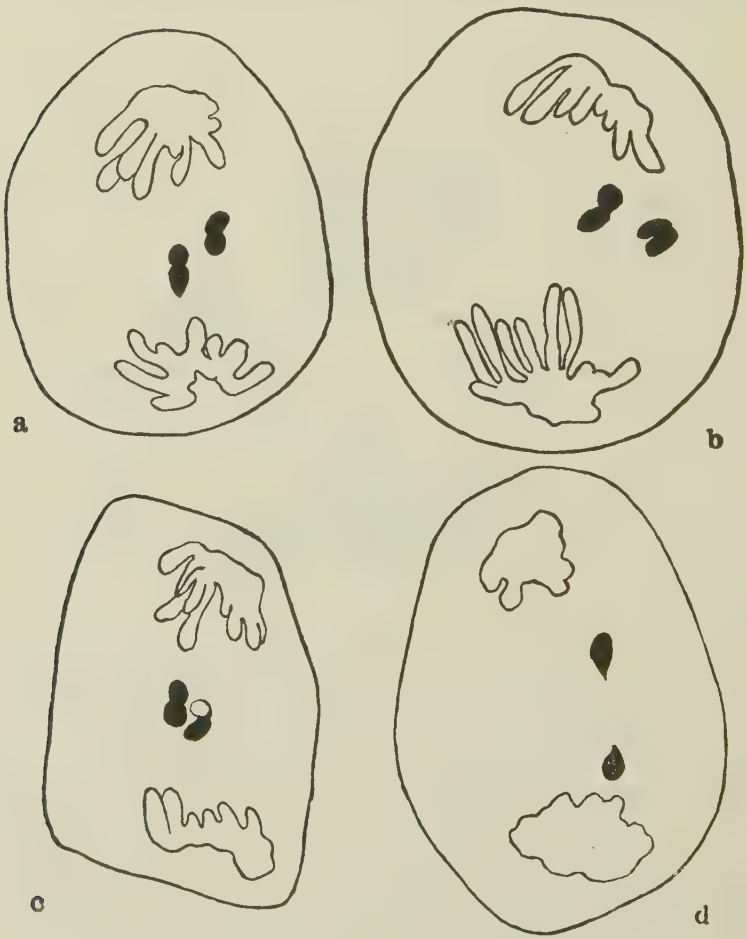


Fig. 27. — *a-c*, Télophase I. On voit, sur chacune des figures, deux univalents, dans le plan équatorial, subissant le clivage longitudinal. *d*, Dissociation d'un univalent; les chromatides ne seront peut-être pas enfermés dans les groupes télophasiques et seront expulsés dans le cytoplasme, où ils formeront des micronoyaux. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

même pôle et être enfermés dans un des deux groupes télophasiques. Parfois, cependant, — et cela arrive peut-être plus fréquemment, vu que, le plus souvent, les deux univalents sont placés de chaque côté de la plaque — chacun des univalents est enfermé dans le groupe chromosomique émigrant vers le pôle dont il est le plus rapproché. Dans

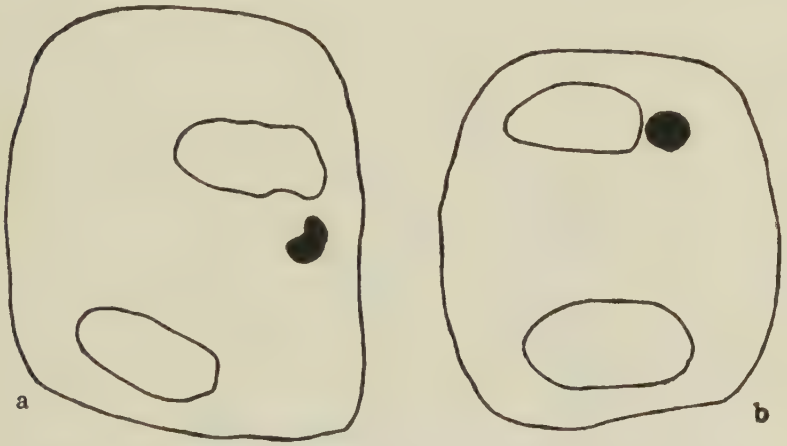


Fig. 28. — *a-b*, Télophase I. Chacune des cellules possède un noyau nain formé, peut-être, par un univalent, ou par la moitié d'un univalent. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

quelques cas, un seul univalent est enfermé dans un groupe polaire, tandis que l'autre subira le clivage longitudinal. Les univalents qui n'ont pas subi le clivage longitudinal à l'anaphase I subiront cette division à l'anaphase II (fig. 34*a*).

Fréquemment, les deux univalents se placent dans la plaque équatoriale quand les chromosomes, provenant de la dissociation des bivalents, sont sur le point de gagner les pôles. Ces univalents se clivent longitudinalement et leurs moitiés émigrent vers les deux pôles opposés (fig. 27*a-d*). Dans quelques cas, ces chromatides gagneront les pôles, tandis que dans d'autres ils ne seront pas enfermés dans les groupes télophasiques et persistent dans le cytoplasme, où ils deviennent des micronoyaux (fig. 27*d* et 28 *a* et *b*). Les chromatides qui ont gagné les pôles ne se

clivent pas à la deuxième division (fig. 34*b*) et demeurent expulsés dans le cytoplasme.

Des figures montrant simultanément des univalents et d'autres conformations anormales déjà décrites ont été trouvées (fig. 22*c*).

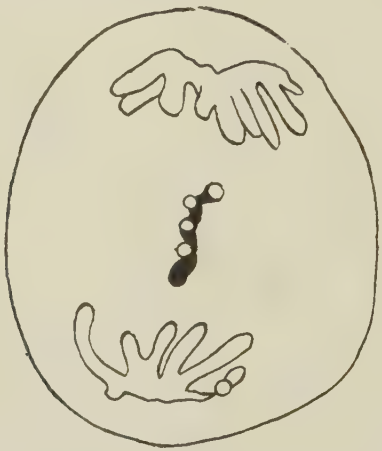


Fig. 29. — Anomalie à la télophase I. Explication dans le texte. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

d) *Dissociation d'un multivalent.* — Une seule figure a été trouvée montrant un élément retardataire remarquable, situé dans le plan équatorial (fig. 29). Cette image n'ayant été observée qu'une seule fois, nous n'avons pas pu prendre de décision précise à son égard. Il s'agit, très probablement, d'un hexavalent, formé par les six chromosomes p. dont la dissociation, par rapport aux bivalents, a été retardée.

Cette interprétation n'est pas improbable, puisque nous avons trouvé quelques images métaphasiques suggérant que les trois bivalents p., qui offrent assez souvent le phénomène de l'association secondaire, peuvent, quelquefois, former des hexavalents (fig. 13*i*).

e) *Fragmentation anaphasique?* — Parmi les centaines de figures anaphasiques et télophasiques observées, nous avons trouvé une cellule tout à fait remarquable (fig. 30). Elle présentait un groupe chromosomique à chaque pôle,

moins volumineux que le normal, deux micronoyaux et une grande quantité de fragments irrégulièrement dispersés dans le cytoplasme.

En traitant *Triticum monococcum* par les rayons X, SMITH (1936) a obtenu quelques plantes dans lesquelles la

Fig. 30. — Anomalie trouvée à la télophase I. Explication dans le texte. Carmin-acétique. × 2200.

diacinèse et la métaphase I étaient normales; à l'anaphase I, cependant, les chromosomes se fragmentaient, en donnant naissance à un nombre élevé de fragments. Cette irrégularité est, d'après cet auteur, produite par l'action d'un gène, puisqu'il a isolé ces plantes comme des mutants viables engendrés par les rayons X.

Etant donnée l'existence d'un groupe de chromosomes à chaque pôle dans la cellule décrite, il nous semble qu'ici quelques chromosomes se dissocient normalement à l'anaphase, tandis que d'autres subissent la fragmentation. Pour cette raison, notre cas ne nous semble pas comparable à

celui de SMITH (1936) et nous ignorons complètement les causes qui ont engendré une telle figure. Peut-être, est-elle dûe à un fonctionnement irrégulier du fuseau.

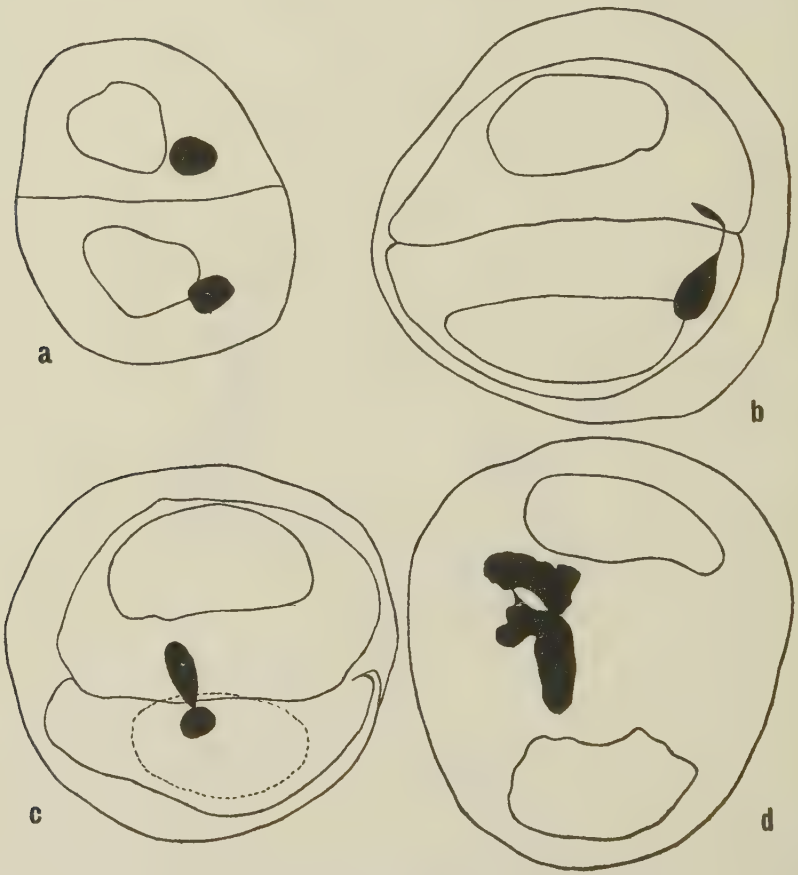


Fig. 31. — *a-d*, Figures montrant des micronoyaux à la télophase I. Carmin-acétique. × 1750.

Par suite des anomalies décrites, les figures télophasiques montrent souvent des micronoyaux qui peuvent résulter: du retard de bivalents, de fragments acinétiques provenant de ponts, de chromatides constitutifs de ponts, d'univalents, de moitiés d'univalents, etc. (fig. 31 et 32). Ces micronoyaux pourront être clivés sous l'action du développement de la cloison, comme les figures 31*b* et *c* le suggèrent.

7 — MÉTAPHASE, ANAPHASE ET TÉLOPHASE DE LA DEUXIÈME DIVISION

La deuxième division n'a pas été étudiée aussi intensivement que la première, à cause de la mauvaise fixation du matériel et des difficultés d'observation des chromosomes,

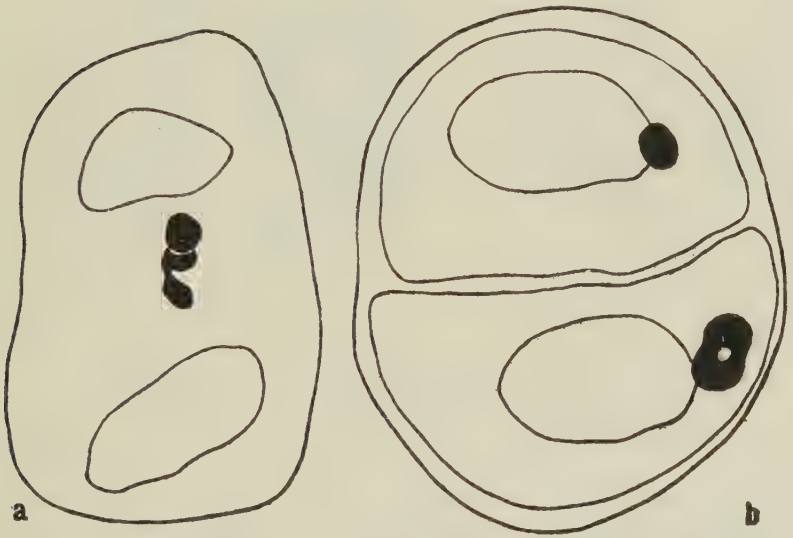


Fig. 32. — *a* et *b*, Figures montrant des micronoyaux à la télophase I. Carmin-acétique. × 1750.

qui se montrent fort longs et présentent des chromatides séparés et écartés sur presque toute leur longueur. Ainsi, nous n'avons trouvé que des métaphases normales à 11 chromosomes (fig. 33*a*, *b*). Etant données les irrégularités décrites à l'anaphase I, des métaphases déficientes devaient aussi exister. Cependant, malgré toute notre attention, nous n'en avons trouvé aucune.

La dissociation anaphasique a lieu presque toujours régulièrement. Les anomalies trouvées ont été les suivantes: 1) persistence d'un pont de l'anaphase I (fig. 24*b*); 2) clivage d'un univalent (fig. 34*a*); 3) élimination, dans le cytoplasme, d'un univalent qui a subi le clivage à l'anaphase I (fig. 34*b*).

On n'a pas trouvé de ponts formés à la deuxième division. La plupart des tétrades sont normales (fig. 35 *a*). Parfois, cependant, quelques cellules des tétrades (fig. 36, *a*, *b*)

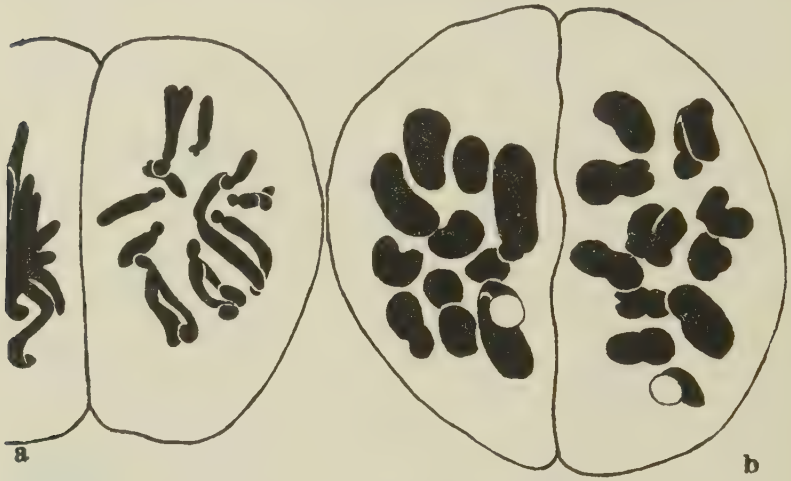


Fig. 33. — Métaphases de la deuxième division montrant 11 chromosomes. *a*, La Cour 2BE; violet de gentiane *b*, Carnoy-carmin-acétique; les chromosomes sont trop gonflés par suite de la fixation. × 2200.

portent des micronoyaux qui se retrouveront, plus tard, dans les microspores (fig. 36*c*).

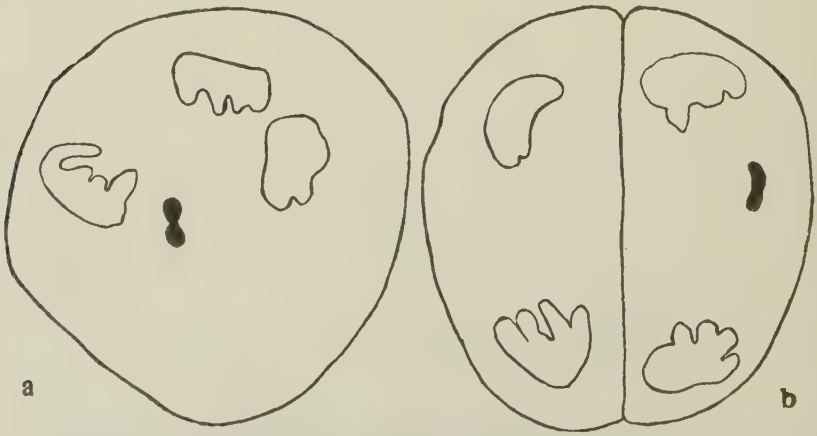


Fig. 34. — *a*, Univalent se clivant à l'anaphase II. *b*, Chromatide, résultant du clivage d'un univalent à l'anaphase I, expulsé dans le cytoplasme à la télophase II. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

On a identifié une diade (fig. 37), reconnue à ce que les noyaux de ses cellules portaient trois nucléoles (un plus grand et deux plus petits). Ces diades donneront naissance à des grains de pollen diploïdes; l'apparition de ces grains est, cependant, assez rare.

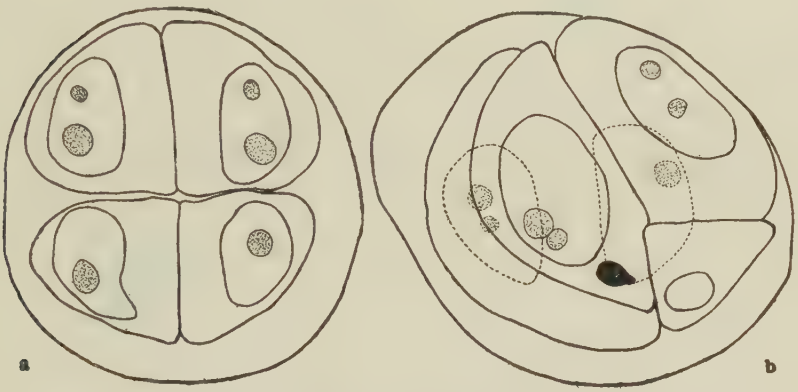


Fig. 35. — *a*, Tétrade normale; *b*, Pentade dont une des cellules porte un micronoyau (en noir). Carmin-acétique. × 1450.

En dehors de cette diade, nous avons trouvé une pentade (fig. 35*b*), constituée par quatre cellules d'aspect semblable à celui des cellules des tétrades et par une autre plus petite, ayant aussi un noyau peu volumineux. Une des cellules volumineuses possédait un micronoyau.

8 — MITOSE DANS LES GRAINS DE POLLEN

Nous avons étudié les stades plus avancés de la prophase et la métaphase de la première division du grain de pollen en vue de: 1) identifier exactement les chromosomes qui portent les inversions; 2) étudier l'apparition de nouveaux types chromosomiques, formés par suite du «crossing-over» dans les inversions; 3) étudier la composition des garnitures chromosomiques s'écartant de la garniture normale.

Bien que nous ayons étudié quelques centaines de

figures, nous n'en avons trouvé aucune s'écartant de la normale. Toutes les figures nous ont offert 11 chromosomes de constitution normale, comme la figure 38 le montre.

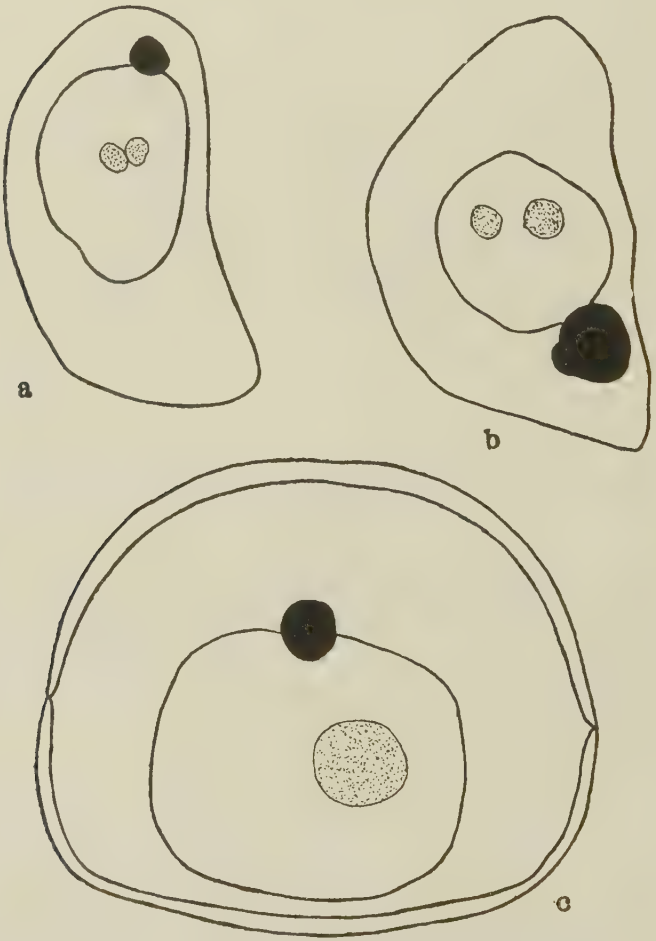


Fig. 36. — *a* et *b*, Jeunes microspores contenant des micronoyaux (en noir). *c*, Microspore plus avancé montrant un micronoyau (en noir). Carmin-acétique. × 2200.

L'étude, au moment de la première division du noyau, de 700 grains de pollen, nous a permis de constater que 10 % environ de ces grains étaient dégénérés, ou en voie

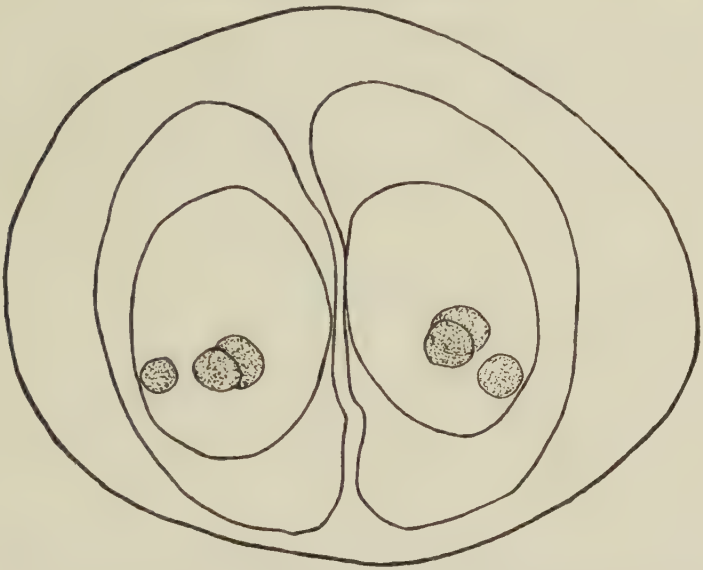


Fig. 37. — Diade; trois nucléoles (un plus grand et deux plus petits) sont visibles dans chacun des noyaux. Carmin-acétique. × 2200.

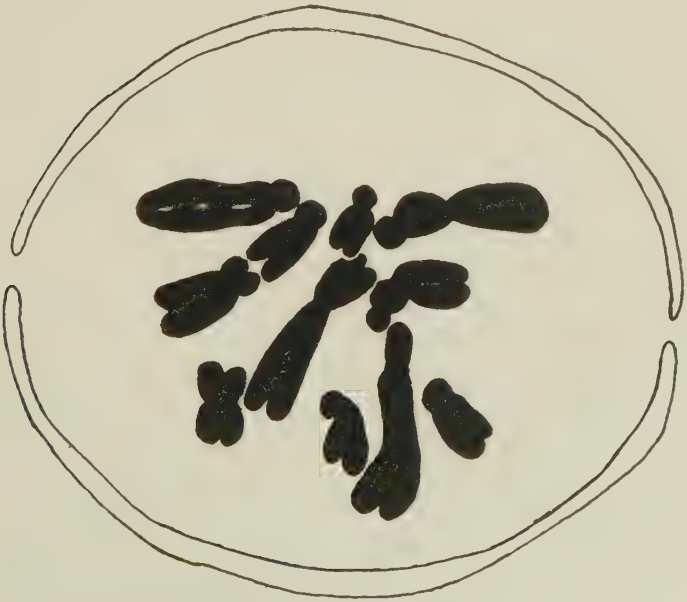


Fig. 38. — Métaphase de la première division du noyau d'un grain de pollen montrant 11 chromosomes. Explication dans le texte. Carnoy-carmin-acétique. × 2200

de dégénérescence. Il est à remarquer que la plupart de ces grains dégénérés portaient des micronoyaux. Le même pourcentage de grains de pollen vides a été trouvé dans les fleurs complètement développées. Ces observations montrent donc que les grains de pollen déficients ne sont pas viables.

DISCUSSION

L'étude de la méiose d'une variété de *N. tazetta* possédant 22 chromosomes somatiques, comme *N. Panizzianus*, a été faite par NAGAO (1930*b*, 1933). Sur quelques figures de diacinèse et de métaphase I, cet auteur a trouvé 11 bivalents, dont 4 plus longs et 7 plus courts, ce qui est parfaitement en accord avec nos observations. En dehors de l'apparition de ces figures normales, NAGAO constate que, très souvent (85 % des cas environ), deux des petits bivalents s'accouplent pour former un tétravalent. Des figures possédant 5 éléments chromosomiques plus longs et 5 plus courts sont ainsi engendrées. Nous aussi avons trouvé de semblables figures, mais avec une fréquence bien moindre que celle indiquée par NAGAO.

Les plus petits bivalents mentionnés par NAGAO sont, sans doute, les chromosomes nucléolaires qui, comme nous l'avons vu, peuvent former des tétravalents, ou une association secondaire que l'on distingue parfois difficilement d'une association primaire pendant la prométaphase et la métaphase. C'est pourquoi nous croyons que la fréquente formation de tétravalents par deux des petits bivalents, rapportée par NAGAO, n'est pas seulement due à l'association primaire; il est plus probable que cet auteur, n'ayant pas fait l'étude des premiers stades de la diacinèse et n'ayant pas remarqué l'existence d'associations secondaires à la métaphase I, considère comme des tétravalents les tétravalents eux-mêmes et les groupes de deux que ces chromosomes forment assez souvent. Nous croyons pouvoir expliquer ainsi le pourcentage trop élevé de ces tétravalents trouvé par NAGAO.

En opposition avec nos résultats, NAGAO n'a pas trouvé de tétravalents formés par quatre des chromosomes plus longs. Deux hypothèses peuvent expliquer ce fait: 1) NAGAO a travaillé sur un matériel différent du nôtre, où la formation de ces tétravalents n'avait pas lieu; 2) ces tétravalents sont passés inaperçus à NAGAO, parce que leur formation n'est pas assez fréquente.

NAGAO n'a pas rapporté l'existence d'associations secondaires; il n'a pas non plus trouvé d'univalents; il n'a remarqué qu'un seul type de pont, etc. Ces différences peuvent s'expliquer par le seul fait que notre étude de la méiose a été effectuée de façon plus détaillée.

* * *

Un des plus délicats et des plus importants problèmes de la caryologie comparative est sans doute celui de l'origine des différents nombres chromosomiques qu'un groupe systématique donné peut présenter.

Parmi les espèces du genre *Narcissus*, étudiées jusqu'à présent, les suivantes présentent le nombre basique 7: *N. jonquilla*, *N. calcicola*, *N. scaberulus*, *N. rupicola*, *N. gaditanus*, *N. juncifolius*, *N. triandrus*, *N. reflexus*, *N. poeticus*, *N. pseudonarcissus*, *N. minor*, *N. cyclamineus* et *N. bulbocodium*. Chez *N. tazetta*, par contre, nous trouvons les nombres 10 et 11. Cette espèce est ainsi la seule, jusqu'ici connue, qui fait l'exception de ne présenter pas le nombre basique 7.

En étudiant une variété de *N. tazetta* à $2n = 30$, «Chinese Sacred Lily», NAGAO (1933) rapporte qu'un nombre d'éléments chromosomiques inférieur à 10 (ce nombre variait de 7 à 14) peut se trouver à la métaphase de la division hétérotypique. En nous basant sur cette observation de NAGAO et sur le fait que la plupart des espèces du genre présente le nombre basique 7, nous avons suggéré (FERNANDES, 1934) que les nombres trouvés chez *N. tazetta* devaient être secondairement dérivés de 7.

Nos observations actuelles semblent confirmer notre suggestion en ce qui concerne le nombre 11, trouvé chez

les variétés de la série *Tazettinae Albae* de BAKER, puisque:

1) Il y a seulement, dans la garniture chromosomique de ces formes, 7 types de chromosomes morphologiquement distincts: Lp, L., lm, l., P.', pp et p.;

2) Tenant compte des associations primaires et secondaires, nous avons trouvé quelques figures, où le nombre minimum d'éléments chromosomiques existants était 7 (maximum d'association).

NAGAO (1933), considérant 10 comme nombre basique de *N. tazetta*, croit que les formes à n = 11 ont été engendrées par les formes à n = 10 par fragmentation d'un des plus longs chromosomes. En étudiant la morphologie des chromosomes somatiques de *N. Panizzianus* et d'une autre forme à 21 chromosomes, nous avons été amenés à confirmer l'hypothèse de NAGAO (FERNANDES, 1934). Cependant, pour maintenir cette conclusion, nous avons été obligés d'admettre que les deux fragments ont acquis de nouveaux centres cinétiques. D'après les résultats obtenus par quelques auteurs (NAVACHINE, 1932; MATHER et STONE, 1933), montrant que les fragments dépourvus de centromères sont réjétés dans le cytoplasme et ne peuvent acquérir de centromères nouveaux, l'hypothèse de la fragmentation ne peut être maintenue.

Dans ce cas, comment pourrons-nous concevoir les processus grâce auxquels *N. Panizzianus* et les autres sous-espèces de la série *Tazettinae Albae* ont pris naissance?

Le comportement méiotique de *N. Panizzianus* semble montrer: 1) que les quatre chromosomes L. existant dans la garniture diploïde sont homologues, vu qu'ils forment, quelquefois, des tétravalents; 2) que les quatre chromosomes P.' sont aussi homologues, puisque ou bien ils forment des tétravalents, ou bien ils montrent une association secondaire assez nette; 3) que les six bivalents p. ont une certaine analogie, puisqu'ils offrent aussi une association secondaire très nette. De cette façon, si nous désignons les 7 types chromosomiques différents par leurs symboles respectifs, Lp, L., lm, l., P.', pp et p., nous pourrons attribuer à *N. Panizzianus* la constitution haploïde suivante:

Lp
L. L.
lm
l.
P.' P.'
pp
p. p. p.

De cette façon, *N. Panizzianus* serait un *triple didi--trisomique haploïde*, ou un *triple ditétra-hexasomique diploïde* (FERNANDES, 1934).

L'établissement de cette constitution chromosomique pour *N. Panizzianus* nous amène à considérer cette sous--espèce comme étant un descendant d'une forme triploïde d'une espèce ancestrale à b = 7.

Comme il y a aussi, chez *N. tazetta*, des formes à n = 10, nous pourrions concevoir l'origine de *N. Panizzianus* et des autres sous-espèces de *N. tazetta* à n = 11 de deux façons différentes:

1) La forme triploïde de l'espèce ancestrale à b = 7 aurait la constitution suivante:

Lp	L.	lm	l.	P.'	pp	p.
Lp	L.	lm	l.	P.'	pp	p.
Lp	L.	lm	l.	P.'	pp	p.

Cette forme, dont les divisions réductrices seraient très irrégulières, pourrait donner naissance à des gamètes ayant la constitution (1):

---

(1) La formation de ces gamètes n'offre aucune difficulté en ce qui concerne les chromosomes L. et P.'; mais il n'en va pas de même pour le chromosome p.. Pour expliquer l'apparition, dans les gamètes, de trois chromosomes de ce type, il faut admettre l'occurrence, pendant les divisions réductrices, d'un phénomène de non-disjonction subi par un bivalent p.. Le même résultat serait obtenu en supposant que, dans quelques cellules-mères des spores de la forme triploïde, les chromosomes p. ne se sont pas accouplés et qu'ils ont formé trois univalents qui ont été enfermés, à la première division, dans un même noyau. Ces univalents se cliveraient à la deuxième division en donnant naissance à des gamètes contenant les trois chromosomes.

Lp
L. L.
lm
l.
P.' P.'
pp
p. p. p.

Par la fusion de deux gamètes de ce type, des formes, ayant la constitution diploïde

Lp Lp
L. L. L. L.
lm lm
l. l.
P.' P.' P.' P.'
pp pp
p. p. p. p. p. p.

que nous avons trouvé chez *N. Panizzianus* et chez toutes les autres sous-espèces de *N. tazetta* à 22 chromosomes, auraient été engendrées.

2) La forme ancestrale triploïde a donné naissance, tout d'abord, à des gamètes pourvus de 10 chromosomes (1):

Lp
L. L.
lm
l.
P.' P.'
pp
p. p.

Par la fusion de deux gamètes de ce type, des formes à $2n = 20$ auraient été produites; ces formes auraient donné ensuite naissance aux formes à $2n = 22$, par suite de la fusion de deux gamètes contenant trois chromosomes p.. Ces gamètes pourraient être engendrés par suite d'une anomalie pendant la division réductrice (non-disjonction

(1) En tenant compte du cours de la méiose chez les formes triploïdes, la formation de gamètes de ce type n'offre aucune difficulté.

d'un bivalent p., ou inclusion, à la première division, de deux univalents p. dans le même noyau).

Ces deux hypothèses sont très voisines: dans la première, nous considérons les formes à $2n = 22$ comme étant dérivées directement de la forme triploïde ancestrale; dans la deuxième, nous supposons que la forme ancestrale a tout d'abord produit des formes à $2n = 20$ qui, à leur tour, ont donné naissance aux formes à $2n = 22$.

Bien que ces hypothèses sur l'origine du *Narcissus Panizzianus* soient apparemment en accord avec quelques faits observés, nous croyons que les choses se sont passées de façon bien plus complexe. En effet, si *N. Panizzianus* était un triple ditétra-hexasomique diploïde, comme nous l'avons considéré, il devrait être génétiquement déséquilibré. Tel n'est point le cas, puisque nous avons fait les constatations suivantes: 1) *N. Panizzianus* manifeste une vigueur considérable; il peut même se compter parmi les espèces les plus vigoureuses du genre; 2) il possède une conformation pollinique presque parfaite (90 % de grains de pollen bien conformés); 3) il est normalement fertile; 4) ses graines donnent un pourcentage assez élévé de germinations. Ainsi, *N. Panizzianus* pourra-t-il seulement être considéré comme un triple ditétra-hexasomique diploïde, si nous admettons qu'un déséquilibre aussi considérable ne gêne aucunement ces plantes.

Bien que *N. tazetta* puisse supporter un certain déséquilibre génique, comme l'existence des nombres chromosomiques 20, 21, 22, 30, 31, 32 et 34 semble l'indiquer (ce problème devra être discuté dans la troisième partie de ce travail), nous ne croyons pas cette hypothèse probable, puisque des formes possédant 19, 18, 17, 16 et 15 chromosomes, dont quelques unes devraient être plus viables que les formes triple ditétra-hexasomiques diploïdes, n'ont pas été trouvées.

Un autre fait milite encore contre l'idée de considérer *N. Panizzianus* comme un triple ditétra-hexasomique diploïde: Comme nous l'avons vu, des ponts ont été trouvés à l'anaphase de la première division. Quelques uns de ces ponts sont produits par le chromosome L. qui,

d'après l'hypothèse, devrait se trouver répété quatre fois. Et, si ces quatre chromosomes étaient homologues, les grains de pollen dépourvus de la région d'un de ces chromosomes correspondant au fragment acinétique devraient être viables, puisque les gènes perdus avec le fragment acinétique devraient se trouver sur l'autre chromosome qui n'a subi aucune modification. Tel n'est point le cas, car nous n'avons trouvé que des grains de pollen possédant la constitution normale. Ce fait montre donc que les quatre chromosomes L. ne doivent pas être homologues.

D'autre part, si les six chromosomes p. étaient aussi homologues, il y aurait une grande probabilité pour que les grains de pollen dépourvus d'un de ces éléments fussent viables. Nos observations, cependant, montrent que, comme les autres, ces grains de pollen dégénèrent pendant les premiers stades de leur développement.

En confrontant l'idiogramme de *N. Panizzianus* avec celui des autres espèces du genre, nous trouvons des différences remarquables, puisque chez *N. Panizzianus* les chromosomes céphalobrachiaux dominent, tandis qu'il y a, chez les autres espèces, dominance de chromosomes presque isobrachiaux et hétérobrachiaux. Cette constatation semble indiquer que l'idiogramme de l'espèce qui a engendré *N. Panizzianus* a subi des remaniements divers qui ont amené la formation de nouveaux types chromosomiques.

Cette idée s'accorde avec certains faits révélés par l'étude du comportement méiotique: - Ainsi, l'apparition de ponts anaphasiques montre l'existence de plusieures inversions. Le comportement des chiasmata de quelques bivalents suggère l'existence d'inversions et de translocations. L'association d'un bivalent p. avec l'extrémité proximale d'un bivalent long, l'association secondaire entre les bivalents p. et la formation de tétravalents par certains chromosomes peuvent être considérées aussi comme autant de conséquences des altérations structurelles subies par les chromosomes de la garniture primitive.

S'il en est ainsi, nous pourrions concevoir l'origine de *N. Panizzianus* de la façon suivante:

L'espèce ancestrale à $b = 7$ a donné naissance à une

forme triploïde possédant 21 chromosomes. Les chromosomes de cette forme ont subi des altérations structurelles diverses (inversions, translocations, etc.) qui ont amené la formation de nouveaux types chromosomiques. Par suite de ces remaniements chromosomiques, la forme triploïde est devenue capable de former des gamètes à 11 chromosomes ayant la matière chromosomique distribuée de telle façon que ces gamètes, en se fusionnant, ont engendré des plantes, possédant une constitution assez voisine de celle de la forme triploïde, dans lesquelles les 22 chromosomes de la garniture ont pu s'accoupler deux à deux la plupart des fois pendant les divisions réductrices. *N. Panizzianus* serait une plante ayant cette constitution.

Cette hypothèse ne saurait être quant à présent formulée de façon plus précise, puisque nous ne connaissons pas la garniture de l'espèce qui a donné naissance à la forme triploïde, d'où *N. Panizzianus* serait issue. C'est pourquoi nous ne pouvons reconstituer les altérations structurelles que la garniture de la forme triploïde a subie pour devenir la garniture de *N. Panizzianus.* Etant donnée l'existence, chez *N. tazetta,* de formes à 21 et à 20 chromosomes, il est probable que l'étude de ces formes nous permettra d'obtenir des donnés qui contribueront à préciser l'hypothèse que nous venons d'énoncer.

Chez les Amaryllidacées, le genre *Leucojum* présente, comme le genre *Narcissus,* les nombres chromosomiques 7, 10 et 11. L'apparition des nombres 10 et 11 pourrait, peut-être, avoir la même explication que celle que nous avons proposée pour le genre *Narcissus.*

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1. Les sous-espèces de la série *Tazettinae Albae* de *N. tazetta (N. Panizzianus, N. papyraceus, N. polyanthos* et *N. pachybolbos)* possèdent une garniture chromosomique définie par la formule: $2n = 22 = 2\ Lp + 4\ L. + 2\ lm + 2\ l. + 4\ P.' + 2\ pp + 6\ p..$

2. Au diplotène, les cellules-mères des grains de pollen de *N. Panizzianus* présentent, le plus souvent, 11 bivalents, dont quatre plus longs et sept plus courts, correspondant ainsi aux paires chromosomiques de la garniture somatique. On n'a pas trouvé des figures offrant des associations différentes, parce que ce stade n'a pas été suffisament étudié.

3. A la diacinèse, en dehors de l'association normale (11_{II}), nous avons trouvé des figures montrant les associations suivantes: 1) un tétravalent formé par 4 des plus longs chromosomes (probablement les chromosomes L.) et 9 bivalents; 2) un tétravalent formé par les chromosomes nucléolaires et 9 bivalents; 3) 10 bivalents et 2 univalents p..

4. Vers la fin de la diacinèse (commencement de la prométaphase), les deux bivalents nucléolaires sont assez souvent reliés, bout-à-bout, par des filaments. Sur quelques figures, les trois bivalents p. étaient aussi reliés par des filaments. Ces conformations n'ayant pas été trouvées dans les stades antérieurs, nous croyons que ces associations ne sont pas primaires, mais qu'elles représentent des associations secondaires qui deviennent plus nettes à la métaphase. Nous croyons, d'accord avec HEILBORN (1935), que les filaments, reliant les chromosomes à ce stade, sont d'une nature artificielle.

5. On trouve beaucoup de chiasmata interstitiels à la métaphase. La confrontation de la fréquence et de la distribution des chiasmata au diplotène avec la fréquence et la distribution des chiasmata à la métaphase montre que *N. Panizzianus* possède une «terminalisation» assez faible. Ce manque de «terminalisation» est peut-être due à des changements dans l'homologie des chromosomes accouplés.

6. A la métaphase, nous avons trouvé les mêmes types d'associations primaires qu'à la diacinèse. En dehors de ces associations primaires, nous avons constaté aussi l'existence d'associations secondaires: 1) entre les deux chromosomes nucléolaires qui, quand ils ne forment pas des tétravalents,

forment un groupe de deux assez net; 2) entre deux des bivalents p. qui forment assez souvent un groupe de deux; 3) entre les trois bivalents p. qui forment, quelquefois, un groupe de trois.

Tenant compte des associations primaires et secondaires, nous avons trouvé des figures montrant, comme maximum d'association, 7 éléments chromosomiques: $1_{IV} + 4_{II} + 1\ (2) + 1\ (3)$.

7. Nous avons trouvé, dans quelques métaphases, un bivalent p. associé à l'extrémité proximale d'un bivalent long. Ce fait montre que certains des chromosomes p. ont peut-être des régions homologues avec d'autres régions de certains chromosomes longs et que, par conséquent, des remaniements chromosomiques ont eu lieu dans la garniture qui a donné naissance à celle de *N. Panizzianus.*

8. La dissociation anaphasique est normale dans la plupart des cellules. Les associations secondaires observées à la métaphase persistent à l'anaphase.

9. Quelques cellules nous ont montré une dissociation anaphasique irrégulière. Les irrégularités les plus fréquentes sont les suivantes: retardement de la dissociation de certains bivalents; formation de ponts anaphasiques; et apparition d'univalents. On a trouvé également une figure montrant, peut-être, la dissociation d'un multivalent, ainsi qu'une autre montrant, peut-être, un cas de fragmentation anaphasique partielle des chromosomes.

10. Les deux univalents trouvés se comportent d'une façon identique à celle qui a déjà été décrite, à plusieurs reprises, par d'autres auteurs, chez d'autres plantes.

11. L'apparition de ponts anaphasiques a été interprétée, en accord avec l'opinion des auteurs anglais (DARLINGTON, RICHARDSON, UPCOTT, etc.), comme étant due à la formation de chiasmata dans des régions relativement inverties existant dans les chromosomes accouplés. Des ponts formés

par des chromosomes longs, probablement les chromosomes L., et d'autres formés par des chromosomes courts, probablement les chromosomes p., ont été trouvés.

Les ponts formés par les chromosomes longs sont de trois types: le premier indique l'existence d'une inversion dans la région distale de la plus longue branche; le deuxième montre l'existence d'une inversion localisée dans le voisinage du centromère; le troisième, enfin, met probablement en évidence l'inversion de toute la branche courte, ou d'une région de cette branche.

Les ponts formés par les chromosomes courts indiquent l'existence d'inversions très courtes, localisées à l'extrémité distale de ces chromosomes.

12. Par suite des irrégularités de la dissociation anaphasique mentionnées, on trouve, à la télophase I, quelques cellules portant des micronoyaux, dont l'origine peut être variée. Ils peuvent résulter: 1) des fragments acinétiques des ponts; 2) des ponts eux-mêmes; 3) de bivalents, ou de deux le leurs chromatides; 4) d'univalents, ou de chromatides résultant du clivage de ces univalents. Ces micronoyaux persistent dans la deuxième division et ils se trouvent, plus tard, dans les grains du pollen.

13. La plupart des cellules-mères des microspores donne naissance à des tétrades normales. Des diades, des tétrades contenant des micronoyaux et des pentades ont été aussi observées.

14. Les présentes recherches semblent confirmer l'idée que le nombre 11, trouvé chez les sous-espèces de la série *Tazettinae Albae* de BAKER, a été secondairement dérivé de 7. Des recherches poursuivies sur les formes de *N. tazetta* à 21 chromosomes, dont on rendra compte dans la deuxième partie de ce travail, sont aussi conformes à cette idée.

15. Le comportement méiotique de *N. Panizzianus*, paraissant indiquer que quatre des plus longs chromosomes étaient homologues, ainsi que les quatre chromosomes

nucléolaires et les six p., nous a amené, tout d'abord, à considérer cette sous-espèce comme étant un triple ditétra--hexasomique diploïde, formé par la fusion de deux gamètes à 11 chromosomes, produits par une forme triploïde, dérivée d'une espèce ancestrale à b = 7. Cette conclusion, cependant, n'est pas en accord avec l'équilibre presque parfait manifesté par *N. Panizzianus* et avec le fait que les grains de pollen auxquels il manque une région d'un chromosome, ou l'un des chromosomes qui, selon l'hypothèse, devraient être répétés ne sont pas viables.

16. Etant donné que quelques faits (différence entre la garniture de *N. Panizzianus* et celles des autres espèces du genre, association de bivalents p. avec des bivalents longs, formation de ponts à l'anaphase I) semblent montrer que des remaniements chromosomiques (inversions, translocations, etc.) se sont produits dans la garniture qui a donné naissance à celle de *N. Panizzianus*, nous avons été portés à formuler l'hypothèse suivante pour expliquer la genèse de cette sous-espèce et de toutes les autres de la série *Tazettinae Albae:* — L'espèce ancestrale, à b = 7, qui a engendré *N. Panizzianus* a donné naissance à une forme triploïde, pourvue de 21 chromosomes. La garniture de cette forme a subi des altérations structurelles diverses qui ont amené une répartition de la matière chromosomique telle que la forme triploïde est devenue capable de former des gamètes viables à 11 chromosomes qui, en se fusionnant, ont donné des plantes ayant une constitution assez voisine de la triploïde et dans lesquelles les chromosomes ont pu former le plus souvent des bivalents. C'est ainsi que *N. Panizzianus* aurait pris naissance. L'étude des formes de *N. tazetta* à 20 et à 21 chromosomes pourra, peut-être, apporter des données qui nous permettront de confirmer et de préciser cette hypothèse.

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, J. G., 1888 — *Handbook of the* Amaryllideae. London.

DARLINGTON, C. D., 1936 — Crossing-over and its mechanical relationships in *Chorthippus* and *Stauroderus*. *J. Genetics*, **33**, 465-500.

—— 1937 — *Recent advances in cytology*, 2nd ed. J. and A. Churchill Ltd. London.

DARLINGTON, C. D. and GAIRDNER, A. E., 1937 — The variation system in *Campanula persicifolia*. *J. Genetics*, **35**, 97-128.

FERNANDES, A., 1934 — Nouvelles études caryologiques sur le genre *Narcissus*. *Bol. Soc. Brot.*, **9** (II série), 3-198.

—— 1937 — Sur l'origine du *Narcissus dubius* Gouan. *Bol. Soc. Brot.*, **12** (II série), 93-118.

FRANKEL, O. H., 1937 — Inversions in *Fritillaria*. *J. Genetics*, **34**, 447-462.

GEITLER, L., 1937 — Cytogenetische Untersuchungen an natürlichen Populationen von *Paris quadrifolia*. *Z. I. A. V.*, **73**, 182-197.

GUSTAFSSON, A., 1934*a* — Primary and secondary association in *Taraxacum*. *Hereditas*, **20**, 1-31.

—— 1934*b* — Secondary association between homologous univalents. *Svensk Bot. Tidskrift*, **28**, 445-460.

—— 1935 — Studies on the mechanism of parthenogenesis. *Hereditas*, **21**, 1-112.

—— 1936 — Die sekundäre Paarung zwischen Univalenten. *Svensk Bot. Tidskrift*, **30**, 30-35.

HEILBORN, O., 1935 — Reduction division, pol'en lethality and polyploidy in apples. *Acta Horti Bergiani*, **11**, 129-184.

HEITZ, E., 1936 — Die Nukleal-Quetschmethode. *Ber. d. Deuts. Bot. Gesel.*, **53**, 870-878.

LA COUR, L., 1931 — Improvements in every day technique in plant cytology. *J. Roy. Micr. Soc.*, **51**, 119-126.

MATHER, K. and STONE, L. H. A., 1933 — The effect of X-radiation upon somatic chromosomes. *J. Genetics*, **28**, 1-24.

NAGAO, S., 1929 — Karyological studies of the *Narcissus* plant. — I. Somatic chromosome numbers of some garden varieties and some meiotic phases of a triploid variety. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ.*, B, **4**, 175-198.

—— 1930*a* — Chromosome arrangement in the heterotype division of pollen mother cells in *Narcissus tazetta* L. and *Lilium japonicum* Thumb. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ.*, B, **5**, 163-182.

—— 1930*b* — On the meiosis in the polyanthus narcissus, *Narcissus tazetta* L. Kariological studies of the narcissus plant II. *Jap. Jour. Genetics*, **5**, 159-171.

—— 1933 — Number and behavior of chromosomes in the genus *Narcissus*. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ.*, B, **8**, 81-200.

NAVACHINE, M., 1932 — The dislocation hypothesis of evolution of chromosome numbers. *Z. I. A. V.*, **63**, 224-231.

RIBBANDS, C. R., 1937 — The consequences of structural hybridity at meiosis in *Lilium* × *testaceum*. *J. Genetics*, **35**, 1-24.

RICHARDSON. M. M., 1936 — Structural hybridity in *Lilium Martagon album* × × *L. Hansonii. J. Genetics,* **32,** 411-450.

SMITH, L., 1936 — Cytogenetic studies in *Triticum monococcum* L. and *T. aegilopoides* Bal. *Univ. Missouri Agr. Exp. St., Research Bull.* **248,** 1-38.

UPCOTT, M., 1937 — The genetic structure of *Tulipa*. II. Structural hybridity. *J. Genetics,* **34,** 339-398.

NOTICE SUR LE DÉPÉRISSEMENT DE LA *ZOSTERA MARINA* L. AU PORTUGAL

par

A. TABORDA DE MORAIS

Reçu le 15 Décembre 1937

VERS le milieu de la côte occidentale du Portugal, entre les 40°30' et 40°50' de latitude Nord, s'est produit un accident géographique connu sous le nom de *Ria de Aveiro* qui est tout simplement une lagune mesurant 50 kilomètres dans sa plus grande dimension nord-sud, formée par des espèces de barrages construits par la mer, les quelles, s'opposant au libre écoulement des eaux du fleuve *Vouga*, ont donné naissance à une multitude de canaux et d'îles, les unes de boue, les autres de sable, plus ou moins fixées et couvertes d'une végétation exubérante composée surtout de *Juncus*, Cypéracées et Graminées.

Sur les bords de cette lagune s'est développée une population dense de pêcheurs et d'agriculteurs dont les champs de cultures ont été enrichis par l'emploi d'engrais que les paysans recueillent à la *Ria:* un mélange de plantes hydrophytiques, connu sous le nom de «*moliço*», et dans lequel prédominent deux Vasculaires: *Zostera marina* L. et *Zostera nana* Roth. La valeur annuelle de cet engrais a été estimée, dans la *Ria de Aveiro*, à six millions. Ces deux plantes vivaient autour des îles, dans les endroits les moins profonds des canaux, jusqu'à une certaine distance du point actuel de jonction du fleuve avec la mer — la barre, — distance déterminée par la salinité des eaux qui va en décroissant graduellement du point de jonction vers l'intérieur.

Et comme il est généralement connu de l'écologie de ces plantes, elles croissaient sur deux plants superposés, *Zostera marina* L. habitant le plus profond. La récolte a

toujours été effectuée au moyen de rateaux fixes à bord de bateaux et que l'on traîne sur le fond.

Mais *Zostera marina* L. a été détruite par la maladie qui a envahi les côtes d'Europe vers 1931-32 *et jusqu'ici son développement n'a pas repris.*

Cette destruction a été foudroyante et a atteint en premier lieu les plantes qui vivaient sur des fonds vaseux, celles des fonds sablonneux n'ayant été attaquées que plus tard.

Seul, dans toute la lagune, selon les informations qui m'ont été fournies par les paysans qui s'adonnent à la récolte de ces plantes, un endroit a conservé des *Zosterae marinae:* c'est en amont du village de *Costa Nova*, un lieu qui ne possède, à première vue, que deux particularités: une basse salinité et, peut-être, des eaux pures, faute de population en amont qui les souille. On a déjà présenté la pollution des eaux comme étant un des facteurs qui ont pu jouer un rôle indirect dans la propagation de la maladie, bien que visant spécialement la pollution «par le mazout, les résidus de fabrications industrielles, le sulfate de cuivre provenant des terrains de vignobles» (1), conditions qu'on ne trouve pas ici, sauf peut-être la dernière.

On pourrait être porté à penser que *Zostera nana* compenserait, par un plus grand développement, l'absence de *Zostera marina;* mais il n'en est rien puisqu'il s'agit de deux plantes de niveaux différents. Ainsi l'habitat de *Zostera marina* reste et restera probablement vide, causant un préjudice considérable à la population d'agriculteurs qui tiraient profit de la plante. Ils m'ont cité un exemple: certaine *praia* — c'est le nom qu'ils donnent aux endroits, sur le bord des îles de la *Ria*, découverts à marée basse, — qui d'habitude donnait dix-sept bateaux de «*moliço*» n'en fournit plus que dix depuis le dépérissement de *Zostera marina.*

Je sais que de semblables dégâts se sont produits, pour des raisons sans doute analogues, sur d'autres points de l'Europe et il serait très souhaitable que l'on pût y remédier.

(1) Roger HEIM et Robert LAMI. — La maladie bactérienne des Zostères: extension et causes favorisantes (1933). (Note présentée à l'Académie d'Agriculture de France).

Bien que HEIM et LAMI aient exprimé l'espoir de voir se reconstituer les régions productrices parce qu'en plusieurs points l'on avait pu constater que les plantes repoussaient, il faut bien reconnaître que pour la *Ria de Aveiro*, cette reconstitution ne s'est pas encore produite, après quatre ou cinq ans.

Plus que toutes les autres mesures de protection déjà indiquées et dont quelques-unes sont économiquement impraticables, du moins pour nous, et probablement insuffisantes, puisqu'il s'agit sans doute de traiter une maladie bactérienne, j'admets, en principe, comme solution au problème, la substitution à la plante décimée, d'une autre d'écologie semblable.

On sait que les plantes aquatiques ont une aire géographique généralement étendue et que les conditions de climat ne sont pas à priori à redouter le plus. Il faudrait qu'on cherche une espèce croissant au même niveau et capable de supporter les divers degrés de salinité que supportait *Zostera marina*. La trouvera-t-on? Saura-t-on la propager? C'est là la question.

Je dois mes meilleurs remerciements à M. le Commandant du port de *Aveiro* Jaime dos Santos Pato qui a bien voulu me prêter son aimable concour pour la visite rapide de la *Ria*.

Décembre 1937

QU'EST-CE QU'*AVENA AGRARIA* BROT.

SON INDIVIDUALITÉ ET LES FORMES VOISINES (1)

par

A. TABORDA DE MORAIS

Reçu le 15 Décembre 1937

EN 1804, dans sa «Flora Lusitanica», le botaniste portugais, Félix de Avellar Brotero, Professeur à l'Université de Coimbra, a décrit une avoine du Portugal qu'il a nommée *Avena agraria* et qu'il a expressément distinguée d'*Avena sativa* L. et d'*Avena strigosa* Schreb.

Son herbier ayant été presqu'entièrement perdu, on s'en est tenu, faute de spécimens, à sa diagnose, très complète il est vrai, qui a été interprêtée de différentes manières par les auteurs, tous étant cependant d'accord pour affirmer que la dite avoine ne possédait pas d'individualité taxonomique.

Pour les uns, *Avena agraria* Brot. était synonyme d'*Avena sativa* L., pour les autres d'*Avena strigosa* Schreb.

Traitant d'une forme nouvelle, jamais encore remarquée par les botanistes, pas même des portugais comme nous allons le montrer, — exception faite tout récemment de Malzev (Wild and cultivates oats *Sectio Euavena* Griseb., 1930) et, après lui, de J. de Vasconcelos (Acêrca da classificação das Aveias, 1935), — on comprend qu'il devait en être ainsi et qu'on n'ait vu en elle qu'une forme déjà connue.

Etudiant les avoines du pays, il y a quelques années, et herborisant aux mêmes endroits — les environs de Coimbra —, où Brotero vécut et herborisa, j'ai trouvé très vite une Avoine que je ne pouvais assimiler complètement soit à *Avena strigosa* Schreb., soit à *Avena brevis* Roth, les deux plus voisines que les auteurs portugais aient indi-

(1) Travail subventionné par la Fondation *Sá Pinto;* décision du *Senado* de l'Université de Coimbra.

quées jusqu'ici. Il me souvint alors d'*Avena agraria* Brot. et je me suis efforcé d'élucider le problème.

Aujourd'hui, je crois vraiment avoir retrouvé *Avena agraria* Brot.

En nous reportant à la description de Brotero, Flora Lusitanica I, 1804, p. 105, rien dans la plante que nous avons trouvée, et que représente la planche I, n'est en contradiction avec les termes de cette description minutieuse, dont deux détails surtout paraissent nettement indiquer qu'elle doit, en effet, se rapporter à notre plante. Brotero dit que les glumes sont plus longues que les fleurs *(calycis glumae... flosculis longiores)* et que *la longueur des soies à l'extrémité des glumelles est le tiers de celle de la glumelle respective qui possède, à sa face dorsale, assez près de la fissure, une arête géniculée, scabre, de même longueur ou un peu plus longue (corollae valvula externa... biseta, setis scabris, ipsa valvula triplo brevioribus, dorso paulo infra fissuram arista geniculata, scabra, aequali aut paulo longiore, instructa...)*. Cette relativité de dimensions n'apparaît pas chez *Avena strigosa* Schreb. s. str. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. *(in hoc loco)*. Je ne parle pas même d'*Avena sativa* L. ou d'*Avena brevis* Roth, la description de Brotero ne pouvant évidemment s'appliquer à aucune des deux puisque ni l'une ni l'autre ne possèdent en particulier de glumelles terminées par des soies.

En effet, chez *Avena strigosa* Schreb. s. str. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell., fig. 3, les soies des glumelles surpassent les glumes et atteignent presque la moitié de la longueur des glumelles, dont les arêts sont beaucoup plus longues et s'implantent plus loin de la fissure.

À *Avena agraria* seule, parmi les avoines de la section *Euavena*, peuvent s'appliquer ces caractères-là et ils sont encore aujourd'hui les seuls qui la distinguent des espèces ou variétés voisines.

Brotero a très bien vu et très bien décrit: mais les autres botanistes du XIXe siècle n'ont ni vu ni compris ce qu'il décrivait.

A une époque plus récente on a herborisé *Avena agraria*, mais elle n'a généralement pas été reconnue.

Au Portugal, le Dr. Júlio Henriques, qui a écrit une monographie de nos Graminées (Bol. Soc. Brot., XX, 1905) mentione *Avena strigosa* Schreb., à laquelle il assimile *Avena agraria* Brot., mais il semble, d'après sa description l. c., p. 82: «glumelles longuement 2-cuspidées», qu'il n'a pas vu la vraie *Avena agraria* Brot., mais seulement *Avena strigosa* Schreb. s. str. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. M. Pereira Coutinho, maître excellent et vénéré, a vu la véritable *Avena agraria* Brot., comme j'ai pu m'en assurer en examinant les exemplaires de l'Institut de Botanique de l'Université de Lisbonne qui lui ont servi à écrire sa «Flora de Portugal», mais il ne l'a pas distinguée d'*Avena strigosa* Schreb. s. str. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. et a identifié ces exemplaires comme étant *Avena strigosa* Schreb. tout court. M. J. de Vasconcelos, Acêrca de classificação das Aveias, Bol. n.° 20 — série A, Direcção Geral dos Serviços Agrícolas do Ministério da Agricultura, 1935, p. 55-62, a, lui aussi, rencontré la véritable *Avena agraria* Brot. mais il en a fait deux variétés d'*Avena brevis* Roth (= *Avena strigosa* Schreb. subsp. *brevis* (Roth) sens. ampl.).

Le regretté Professeur Gonçalo Sampaio, Bol. Soc. Brot., VII — IIe série, 1931, p. 116, nous parle d'*Avena strigosa* Schreb. var. *agraria* (Brot.) Samp. comme synonyme d'*Avena agraria* Brot., établissant l'individualité de la variété d'après la couleur claire des glumelles par opposition au type de l'espèce auquel il attribue des glumelles noires ou noirâtres. Cela n'est pas exact. On ne reconnaît pas *Avena agraria* Brot. à ce caractère-là ni même *Avena strigosa* Schreb. L'auteur inclut dans le type de cette dernière espèce les deux formes avec les glumelles noires à poils longs ou courts, — comme je m'en suis rendu compte en examinant ses plantes déposées à l'Institut de Botanique de l'Université de Pôrto, dont le Directeur, M. le Professeur Pires de Lima, a bien voulu me permettre de les étudier —, et, de même, fait des formes avec les glumelles claires à poils longs ou courts, la variété *agraria*.

Malzev qui, dans son ouvrage monumental, Wild and cultivated Oats, *Sectio Euavena* Griseb., 1930, a étudié aussi plusieurs spécimens d'avoines du Portugal, a très

justement distingué *Avena strigosa* Schreb. s. amp. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. *glabrescens* (Marq.) Thell. subvar. *subbrevis* Malz. (l. c., p. 261), dont il n'a pas reconnu qu'elle était la vraie *Avena agraria* Brot., celle-ci n'étant jamais *Avena strigosa* s. ampl. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell., comme il l'a écrit (l. c., p. 253) suivant ainsi Hackel, Catal. rais. Gram. Portugal, 1880, p. 19.

Outre le type que nous avons étudié plus haut, Brotero a décrit, dans la même espèce, deux variétés *Avena agraria mutica* et *Avena agraria sesquialtera* (l. c., p. 106). De même que pour le type de l'espèce, les opinions se sont partagées sur la signification de ces variétés.

Examinons d'abord *Avena agraria mutica*. Les uns y voient *Avena sativa* L. (Hackel, l. c., p. 19; Júlio Henriques, l. c., p. 82; Pereira Coutinho, Flora de Portugal, 1913, p. 719; Gonçalo Sampaio, l. c., p. 117), les autres *Avena brevis* Roth (Ascherson & Graebner, Syn. II-I, 1899, p. 237; Thellung in Vierteljahsschr. d. Naturf. Ges. Zürich LXI, 1911, p. 302, 332; Malzev, l. c., p. 263). Pour ma part, bien que je ne trouve pas, dans ce cas, d'arguments aussi décisifs que pour le précédent, je crois que cette variété est bien *Avena sativa* L. Je ne vois aucune raison valable permettant d'imaginer qu'on a à faire à *Avena brevis* Roth,ainsi que l'ont pensé Ascherson & Graebner, Thellung et, après eux, Malzev. Je suppose que ces auteurs ont été influencés par une raison d'ordre psychologique: ils ont cru que si Brotero en faisait une variété d'*Avena agraria* c'est qu'on doit y voir quelque chose de *très proche* du type; et comme Brotero dit clairement que sa variété n'a pas des soies à l'extremité de la glumelle inférieure *(corollarum valvula exterior... apice integro, vix tribus quatorve denticulis minimis membranaceis terminata, absque ulla arista dorsali; valvula interior paulo minor... bidenticulata,* l. c., p. 106*)* Thellung et Malzev ne pouvaient par conséquent la reconnaître dans les diverses formes, variétés et sousvariétés, que Malzev (l. c., p. 253-262) décrit sous le nom d'*Avena strigosa* Schreb. s. ampl. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell., et *Avena brevis* Roth demeurait seule la plus proche.

Mais ils ont oublié de tenir compte du fait que Brotero

vivait en 1804 et eux-mêmes après 1900. L'importance relative des caractères, mieux, la subordination des caractères, était différente en 1804 et de leurs jours, plus de cent années s'étant écoulées entre temps.

Aux temps linnéens, dans les avoines, le nombre de fleurs par épillet était parmi les plus importants caractères taxonomiques. Et ceci explique comment *Avena sativa* L., bispermée, à glumelles mutiques, beaucoup plus longue, pouvait être décrite comme étant une variété d'*Avena agraria* Brot., également bispermée, avec glumelles aristées.

En dehors d'*Avena strigosa* Schreb. s. ampl., prole *brevis* (Roth) Thell. var. *glabrata* Malz. subvar. *turgida* Vav. cueillie par Vavilov au Portugal parmi le *Tritico turgido* (Malzev, l. c., p. 265), et d'*Avena strigosa* Schreb. s. ampl. prole *brevis* (Roth) Thell. var. *trichophora* Malz. que Malzev a aussi décrite (l. c., p. 264) d'après un exemplaire unique cueilli au Portugal qui se trouve dans l'herbier du Professeur Zingeri de Nova-Alexandria et qu'aucun auteur du Portugal n'a vu, — nous n'avons pas en général, au Portugal, d'*Avena brevis* Roth. La distribution au Portugal, qu'en donne Malzev, parlant de toute la *Prole* (l. c., p. 264), n'a-t-elle pour but que d'assimiler *Avena agraria mutica* Brot. à *Avena strigosa* Schreb. s. ampl. prol. *brevis* Roth. (Thell.) (l. c., p. 263)? En effet, des trois variétés de la prole *brevis* (Roth) Thell. que décrit Malzev (l. c., p. 264 et 265): α *trichophora* Malz. β *semiglabra* Malz., et γ *glabrata* Malz., la plus fréquente est β, qu'il n'attribue pas expressément au Portugal, non plus que le type de γ; de α il a vu l'exemplaire unique; nous croyons aussi très rare la subvariété *turgida* Vav. de γ.

Des indications semblables de João de Carvalho e Vasconcelos, Acêrca da classificação das Aveias, 1935, p. 55 à 61, sont également erronées (1).

Je n'ai pas vu les spécimens sur lesquels M. Pereira

(1) M. l'Ingénieur João de Carvalho e Vasconcelos a eu l'extrême amabilité de m'envoyer des graines de sa lignée n.° 3147, dont il publique deux dessins (l. c., p. 56) d'après lesquels ou aurait pu supposer que son *Avena strigosa* Schreb. subsp. *brevis* (Roth.) sens. ampl. var. *albobrevis* avait le sommet des glumelles dentelé. Il n'en est pas ainsi. Elle présente les soies d'*Avena agraria* Brot. (Pl. I, fig. 8).

Coutinho s'appuye pour indiquer aussi *Avena brevis* Roth au Portugal (Suplemento da Flora de Portugal, 1935, p. 16), mais j'admets qu'ils appartiennent aussi à *Avena agraria* Brot.

Pour moi j'ai trouvé une forme qui pouvant être par la breveté des soies au bout des glumelles, fig. 1, et la morphologie de l'épillet *Avena brevis* Roth, par la morphologie des glumelles elle a des analogies avec *Avena strigosa*

Fig. 1. — *Avena brevis* Roth (?) du Portugal. Partie supérieure des caryopses envolucrés. × 12.
(Micrographie de l'auteur)

Schreb., fig. 4; mais en examinant tous les exemplaires des herbiers de Lisbonne, Pôrto, Coimbra et tous ceux que j'ai cueillis, je n'ai recontré qu'un seul exemplaire de cette espèce là parmi tous ceux déjà étudiés.

On peut donc dire que les seules avoines ne possédant pas de soies qui sont cultivées au Portugal de façon extensive, quant à présent du moins, ce sont *Avena sativa* L. et *Avena byzantina* Koch.

Dans le langage populaire, *Avea môcha*, que Brotero donne comme synonyme de son *Avena agraria mutica* (l. c., p. 106), c'est l'avoine sans arêtes; ce nom désigne encore de nos jours toutes les *Avenas sativas* L. mutiques.

C'est pourquoi, à mon avis, *Avena agraria mutica* Brot. = *Avena sativa* L.

On peut maintenant se demander quelle idée Brotero se faisait d'*Avena sativa* L. pour ne pas l'avoir reconnue dans son *Avena agraria mutica.*

En dehors des diagnoses du *Species plantarum* de

Fig. 2. — *Avena sativa* L. (!). Reproduction de Lamark, Ill., I, t. 47, fig. 2, a. × 1.

Linné, et de l'*Encyclopédie méthodique, Botanique,* I, 1783, p. 331, de Lamarck, — ouvrage mentionné par Brotero dans la bibliographie qu'il donne au début de sa *Flora Lusitanica* — qui ne pouvaient évidemment pas lui suffire pour distinguer des espèces que Linné n'avait pas vues de celles que Linné à décrites, Brotero ne possédait probablement de l'iconographie de l'espèce que Lamarck, *Ill., I, t. 47, fig. 2, 1791,* (Malzev, l. c., p. 30).

Et précisément cette présentation ne pouvait lui donner que des idées fausses sur *Avena sativa* L., qu'il devait supposer être, en dehors des caractéristiques de la diagnose linéenne, «*Avena paniculata, calycibus dispermis seminibus laevibus*» (Sp. pl., p. 118) à quoi l'*Encyclopédie,* p. 311, ajoutait très justement «*floribus... majori aristati*», avec glumelles longuement aristées, fig. 2, et des glumes beaucoup plus courtes que les glumelles (fig. 2 e, Ill., t. 47) parlant de son *Avena agraria mutica* (l. c., p. 106) il a écrit «*Avenae sativae muticae affinis quoque est; sed denticuli corollae obtusae, seu truncatae, ad Av. agrariam quam ad Av. sativam referunt,* ce qui semble confirmer ce que j'ai dit. Aussi n'est-il pas extraordinaire que Brotero qui n'a pas toujours eu de spécimens pour établir des comparaisons (Hoffmansegg et Link, Flore portugaise, t. I, 1809, p. 6) n'ait pas reconnu

Avena sativa L. au Portugal et en ait fait, d'après les plantes cueillies ici, son *Avena agraria mutica.*

De même par des raisons semblables et logiques il a donné le nom d'*Avena agraria sesquialtera* (l. c., p. 106) aux formes unispermées qui sont très proches du type de son *Avena agraria.*

Fig. 3. — *Avena strigosa* Schreb. s. str. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. *glabrescens* (Marq.) Thell. forma *cambrica* (Marq.) Épillet avec glumes vu latératement. × 2.

(Dessin sur photographie de l'auteur

Mais qu'était-ce au juste que cette *Avena agraria sesquialtera?* Ce ne pouvait être que dans *Avena strigosa* Schreb. s. ampl. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. *glabrescens* (Marq.) Thell., ou bien la subvar. *sesquialtera* (Brot.) Hack., ou bien la subvar. *uniflora* (Parl.) Malv. (1). Bien que reconnaissant n'avoir pas de raisons péremptoires pour adopter l'une ou l'autre de ces hypothèses, puisque les deux plantes vivent au Portugal et que la description de Brotero ne permet pas d'élucider la question, je penche pour la dernière, persuadé que je suis que Brotero qui a établi une juste distinction entre son *Avena agraria* et *Avena strigosa* Schreb., d'après les caractères de l'arête, des soies des

(1) Nomenclature de Malzev in l. c.

glumelles et de la longueur relative des glumes et des glumelles, n'eût pas manqué de signaler ici le fait, si sa variété s'était distinguée du type de l'espèce par ces caractères-là;

Fig. 4. — Partie supérieure du caryopse envolucré de la fig. 3, micrographiée avec un grossissement égal à 24 et reduite de moitié dans la gravure. × 12.

(Micrographie de l'auteur)

or, au contraire, il a écrit «*arista tortili, geniculata, calycis longitudine*» (l. c., p. 107) qui s'applique au type d'*Avena agraria: corollae valvula externa... arista geniculata... paulo longiore, instructa* (l. c., p. 106).

Espérant avoir ainsi établi l'individualité d'*Avena agraria*, et discuté ses variétés, je me propose d'examiner quelques espèces voisines et les caractères qui les distinguent d'elle.

Tout d'abord, je voudrais parler, un peu plus longuement, d'une forme d'avoine presque déconnue des «avénologues» et qui est par son aspect, la plus voisine d'*Avena agraria*: *Avena Mandoniana* Coss. et Bal., de l'île de Madère, dont on trouve l'indication dans l'Index Kewensis: in Bull. Soc. Bot. France, XV, (1868) 185, nomen = marginata?

Fig. 5. — *Avena strigosa* Schreb. s. str. subsp. *brevis* (Roth) var. *semiglabra* Malz. Épillet avec glumes vu latéralement. × 2.

(Dessin sur photographie de l'auteur)

Fig. 6. — Partie supérieure du caryopse envolucré de la fig. 5, microgrophiée avec un grossissement égal à 24 et réduite de moitié dans la gravure. × 12.

(Micrographie de l'auteur)

Nous avons vu et étudié d'authentiques exemplaires dans l'Herbier de Willkomm qui est déposé à cet Institut de Botanique. Cette avoine est aussi différente d'*Avena agraria* Brot. que l'est celle-ci d'*Avena strigosa* Schreb. s. str. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. (avec des soies de 5-6 mm.). Chez *Avena Mandoniana*, les arêtes et les soies sont plus courts, la fissure du sommet des glumelles plus profonde mais

moins longue que chez *Avena agraria* Brot. Elle n'a rien à voir avec *Avena marginata* Lowe.

Ainsi délimitées, ces deux avoines, *Avena agraria* Brot. et *Avena Mandoniana* Coss. et Bal., ne doivent plus être, taxonomiquement, que deux sous-espèces d'*Avena strigosa* Schreb. s. str.

Dans le tableau suivant, nous donnons une vue d'ensemble des caractères différentiels des cinq sous-espèces comprenant toutes les formes connues d'*Avena strigosa* Schreb. s. str.

TABLEAU

Avena strigosa Schreb. s. str.

a. Glumelles cuspidées (au microscope) b.

b. Avec soies de 1 mm. et dents latérales . . . . 3. subsp. *abyssinica* (Hochst.) Thell.

b. Seulement avec soies ou sans soies c.

c. Soies de 4-7 (8) mm. (2-3 mm. dans la var. *elatior)* et glumelles très longuement cuspidées, fig. 3 . . . . . 1. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell.

c. Soies de 1-3 mm. et glumelles moins longuement cuspidées, pl. I, fig. 10. . . . . 2. subsp. *agraria* (Brot. sec. Tab. Mor.) Tab. Mor.

c. Soies inférieures à 1 mm. ou sans soies, glumelles légèrement cuspidées, fig. 6 . . . . 4. subsp. *brevis* (Roth)

a. Glumelles tronquées ou très légèrement acuminées (au microscope), pl. II, fig. 7 et 8 . . . . . 5. subsp. *Mandoniana* (Coss. et Bal.) Tab. Mor.

CLASSIFICATION

Nous proposons les diagnoses différentielles, synonymie et nomenclature suivantes que nous croyons avoir justifiées en part au cours de notre exposé.

Gen. **AVENA** L. sect. **Euavena** Griseb.

Avena strigosa Schreb. sensu strito

Chaumes fins et longs; panicules de forme variée, épillets graciles avec des glumes égales, presque égales ou inégales de 10-30 mm., 1-2 (3) fleurs non articulées, glumelles de 5-20 mm., la glumelle extérieure possédant presque toujors des soies au sommet (Cf. cependant subsp. **brevis** et **Mandoniana**) et un arête dorsale. Caryologie: diploïde ou tetraploïde (nombre basique = 7); 2n = 14 ou 28 chromosomes.

Distribution géographique: Europe occidentale, centrale, septentrionale et orientale jusqu'à moitié de la Russie; Nord-Ouest de l'Afrique (Malzev, Wild and cultivated oats sectio Euavena, 1930, fig. 62), Angola, îles Canaries, Madère et Açores.

1. Subsp. **strigosa** (Schreb.) Thellung, Über die Abstam. den system. Wert u. die Kulturgesch. der Saathafer-Arten (Avenae sativae Cosson) in Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) 301, 331 et in Recueil d. Trav. bot. néerlandais XXVa (1928) 434; Malzev, Wild and cultivated oats (1930) 253 pro parte.

Glumes de 15-25 (29) mm., glumelles très longuement cuspidées de 14-20 mm. possédant des soies de 4-7 (8) mm. (exceptée var. ***elatior*** avec soies de 2-3 mm.) et des arêtes de 15-35 mm. geniculées avec des columelles droites et tordues noirâtres. Chromosomes somatiques 14.

Distribution géographique: Europe occidentale, centrale, septentrionale, jusqu'e vers le milieu de la Scandinave et Europe orientale jusqu'à la Russie boréale et occidentale.

α var. ***solida*** (Hausskn.) in B. V. Thür. N. F. VI (1894) 41, 45 et XIII & XIV (1899) 47 fide Malzev, l. c., 256, t. 22 fig. 1.

Glumelles inférieures et rachis pubescents, fleur inférieure subsessile. n. v.

Distribution géographique: rare en Italie, Attique et Sinai.

b. subvar. **tricholepis** Homb. in Bot. Notiser (1926) 182 et Skand. Fl. H. 2 (1926) 177 fide Malzev, l. c., 256, t. 15, t. 22 fig. 2-6.

Se distingue de la variété par la fleur inférieure stipitée et la pubescense du rachis à la base de la deuxième fleur seulement. n. v.

Distribution géographique: Grande-Bretagne et Suède.

ζ var. ***subpilosa*** Malzev, l. c., 257, t. 16, t. 23 fig. 1.

Panicule ouverte, glumelles de 25 mm. avec de rares mais longs poils surtout ou près du point d'insertion de l'arête. v. s.

Distribution géographique: Europe occidentale.

b. subvar. **orcadensis** (Marq.) Thellung in Recueil des Trav. bot. néerlandais XXVa (1928) 435; Malzev, l. c., 257.

Panicule subcontractée, glumelles jusqu'à 15-20 mm. n. v.

Distribution géographique: Écosse.

γ var. ***glabrescens*** (Marq.) Thellung in Recueil d. Trav. bot. néerlandais XXVa (1928) 435; Malzev, l. c., 258, t. 23 fig. 2, excl. subvar. *subbrevis* Malz. et *uniflora* (Parl.) Malz.

Panicule ouverte, glumelles toutes glabres. n. v.
Distribution géographique: celle de la sous-espèce.

I. forma *albida* (Marq.) in Rep. Bot. Exch. Club. Brit. Isles for 1921 (1922) 324 et in Rep. Welsh Pl. Breed. Sta. Ser. C. n.° 2 (1922) 7 fide Malzev, l. c., 258.

Glumelles claires v. v.

II. forma *cambrica* (Marq.) in l. c.

Glumelles noires. v. v.

b. subvar. **unilateralis** Malzev, l. c., 260, t. 17.

Panicule unilatérale ou subunilatérale. v. v.
Distribution géographique: celle de la variété.

c. subvar. **unispermica** Tab. Mor. (nomen novum).

Avena strigosa b. *sesquialtera* Hackel, Catal. rais. Gram. du Portugal (1880) 19 non Brotero, Fl. Lus. (1804) 106.

Épillets portant une seule fleur, à l'exception, presque toujours, des premiers de la panicule. v. v.
Distribution géographique: Portugal.

I. forma *nigra* Tab. Mor.

Glumellae nigrae linieis nitidis in longitudinem instructae. v. v.

II. forma *lucida* Tab. Mor.

Glumellae albae. v. v.

d. subvar. **elatior** (Roem. et Schult.).

Danthonia strigosa β *elatior* Roemer et Shultes, Syst. veg. II (1817) 691 fide Malzev, l. c., 260.

Avena strigosa Schreb. s. ampl. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. *glabrescens* (Thell.) Malz. subvar. *elatior* (Roem. et Schult.) Malzev, l. c., 260, t. 19, t. 23 fig. 4.

Panicule unilatérale, glumelle inférieure de 15-20 mm. avec soies de 2-3 mm. n. v.

Distribution géographique: celle du type de la variété.

2. Subsp. **agraria** (Brotero, Fl. Lusit.) sec. Tab. Mor. *in hoc loco.*

Avena strigosa Schreb. s. ampl. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. *glabrescens* (Marq.) Thell. solum subvar. *subbrevis* Malz. et *uniflora* (Parl.) Malzev., l. c., 261-262.

Glumes de 14-18 mm. presque inégales, glumelles cuspidées de 10-14 mm. avec soies de 1-3 mm. et arêtes de 10-20 mm. subgéniculées flexueuses avec une columelle courte, mal définie et vaguement tordue ou pas du tout, généralement noirâtre et fixée très près de la fente apicale de la glumelle de telle manière qu'à la

maturation elle semble même aller jusqu'au point d'insertion. Caryologie: diploïde. v. v.

Distribution géographique: Grande-Bretagne, France, Péninsule Ibérique, Canaries et Angola.

a. subvar. **subbrevis** (Malz.) Tab. Mor.

Avena strigosa Schreb. s. ampl. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. *glabrescens* (Marq.) Thell. subvar. *subbrevis* Malz., l. c., 261, t. 20, t. 23 fig. 5.

Épillets avec deux fleurs, glumelle inférieure atteignant jusqu'à 15 mm. avec une arête dorsale courte, manquant quelquefois (Malzev). v. v.

Distribution géographique: assez cultivée au Portugal, Espagne, France et Grande-Bretagne.

I. forma *obscura* Tab. Mor.

Glumellae nigrae linieis nitidis in longitudinem instructae. v. v.

II. forma *albula* Tab. Mor.

Glumellae albae. v. v.

b. subvar. **sesquialtera** (Brotero, Fl. Lusit., 1804) sec. Tab. Mor. *in hoc loco* non Hackel, Cat. rais. Gram. du Portugal (1880) 19 nec Malzev, l. c., 260.

Avena uniflora Parl., Pl. nov. (1842) 84 (fide Malzev, l. c., 262) et in Webb. et Berthelot, Phytogr. Canar. Sect. III (1836-50) 401, t. 248.

Avena strigosa Schreb. s. ampl. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. *glabrescens* (Thell.) Malz. subvar. *uniflora* (Parl.) Malz., l. c., 262, t. 21, t. 23 fig. 6.

Comme la précédente, mais les épillets n'ont pour la plupart qu'une fleur. v. v.

Distribution géographique: Espagne, Portugal, Canaries et Angola (Welwitsch n.° 7509).

I. forma *nigrescens* (Vasc.) *ex* Tab. Mor.

Glumellae nigrae linieis nitidis in longitudinem instructae. v. v.

II. forma *albobrevis* (Vasc.) *ex* Tab. Mor.

Glumellae albae.

3. Subsp. **abyssinica** (Hochst.) Thell., in Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich, LVI (1911) 335 et in Recueil d. Trav. bot. Néerlandais ΔXVa (1928) 436 ex part (sec. Malzev, l. c., 282, t. 37, t. 38).

Comme *Avena strigosa* Schreb. s. str. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. *glabrescens* (Marq.) Thell. subvar. *elatior* (Roem. et Schult.), dont elle se distingue par les soies plus petites, de 1 mm., par la présence de deux petits dents à la base des soies et par la possession de 28 chromosomes somatiques. n. v.

Distribution géographique: Nord-Ouest de l'Afrique

Observation. Si l'on s'en tenait aux seules considérations morphologiques on ne devrait certainement pas faire de cette plante un groupe taxonomique aussi élevé; mais du fait qu'elle a une distribution particulière et, surtout, que, étant tétraploïde, elle ne donne avec les autres sous-espèces déjà décrites, que des hybrides triploïdes et stériles parceque non equilibrés, nous pensons qu'il vaut mieux, tant au point de vue pratique, que théorique, lui conserver son rang taxonomique.

α var. ***solidiflora*** (Thell.) Malz., l. c., 284, t. 38 fig. 1.

Avena strigosa subsp. III *Wiestii* var. ε *solidiflora* Thellung in Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich, LVI (1911) 335 et (var. vel f.) in Recueil d. Trav. bot. néerlandais XXVa (1928) 436.

Fleur inférieure subsessile, glumelles inférieures et rachéole pubescentes.

Distribution géographique: Cyrénaique.

β var. ***subglaberrima*** Malz., l. c., 285, t. 38 fig. 2-3.

Fleur inférieure stipitée et glumelles inférieures seulement avec de rares poils auprès du point d'insertion de l'arête.

Distribution géographique: dans toute l'aire de la sous-espèce.

γ var. ***glaberrima*** (Chiovenda).

Avena abyssinica forma *glaberrima* Chiovenda in Anno VIII dell'Ann. R. Ist. Bot. di Roma (1908) 343 fide Malzev, l. c., 285, t. 37, t. 38 fig. 4-5.

Fleur inférieure stipitée, glumelles toutes glabres et rachéole avec de courts poils à la base des fleurs supérieurs seulement.

Distribution géographique: cultivée dans l'aire de la sous-espèce.

4. Subsp. **brevis** (Roth) Husnot, Gram. II (1897) 38, t. XIII fig. 1-3.

Avena brevis Roth, Bot. Abh. Beob. (1787) 42, fide Malzev, l. c., 263, t. 25, t. 27.

Glumes plus longues que les caryopses, allant jusqu'à 14 mm., subégales; glumelles mutiques ou avec une toute petite soie de moins de 1 mm., cuspidées, atteignant jusqu'à 9 mm. avec des arêtes geniculées, des columelles droites tordues et noires.

Distribution géographique: Péninsule Ibérique, France, Belgique, Allemagne et Grande-Bretagne.

α var. ***trichophora*** Malz., l. c., 264, t. 27 fig. 1.

Glumelles inférieures pubescentes dans leur moitié inférieure. n. v.

Distribution géographique: Portugal.

β var. ***semiglabra*** Malz., l. c., 265, t. 27 fig. 2-3.

Glumelles inférieures avec de rares mais longs poils auprès du point d'insertion de l'arête. v. s.

Distribution géographique: celle de la sous-espèce.

γ var. ***glabrata*** Malz., l. c., 265, t. 24, t. 27 fig. 4.

Glumelles toutes glabres. v. s.

Distribution géographique: comme l'antérieure.

b. subvar. **turgida** Vav. ex Malzev, l. c., 265 t. 25, t. 27 fig. 5.

Épillets portant une fleur, glumelle inférieure très ventrue et caryopse envolucré turgescent (10 × 3 × 3 mm.). n. v.

Distribution géographique: Portugal.

5. Subsp. **Mandoniana** (Coss. et Bal. in herb.) Tab. Mor.

Panicula contracta secunda floribus aristati spiculae 1-florae, glumae usque 12 mm. longae aequales flores superantes, glumellae albae inferiores breviter acuminatae usque 8 mm. longae in apice vestigibus aristularum et dorso arista flexuosa instructae. v. s.

Typus: G. Mandon, Pl. Maderenses, 1865-1866, n.° 271, Inter segetes prope S. Roque.

Distribution géographique: île de Madère.

b. subvar. **açoreana** Tab. Mor.

Spiculae plerumque 1-florae, glumellae obtusae, aristae cum columella nigra contorta. v. s.

Typus: Bruno T. Carneiro, n. 1003, Ilha de S. Miguel, Lagoa.

Distribution géographique: Archipel des Açores.

REMERCIEMENTS

J'exprime mes vifs remerciements à MM. le Prof. R. Teles Palhinha, directeur de l'Institut Botanique de l'Université de Lisbonne qui à bien voulu me permettre de examiner ses Avoines, et mon ami Robert Lami, directeur de la Revue Algologique de Paris qui m'a très gentilement prêté des renseignements sur l'oeuvre de Lamark.

PLANCHES

PLANCHE I

Avena strigosa Schreb. s. str. subsp. **agraria** (Brot.) sec. Tab. Mor. subvar. ***subrevis*** (Malz.) Tab. Mor. forma *obscura* Tab. Mor.

Fig. 4 — Épillet avec glumes, vu latéralement. × 2.

Fig. 5 — Épillet dépourvu de glumes, vu latéralement. × 2.

Fig. 10 — Partie supérieure des caryopses envolucrés vue latéralement, micrographié avec un grossissement égal à 24 et réduite de moitié dans la gravure. × 12.

Avena strigosa Schreb. s. str. subsp. **agraria** (Brot.) sec. Tab. Mor. subvar. ***sesquialtera*** (Brot.) sec. Tab. Mor.

Fig. 1 — Vue de la plante vivante. Réduite 9 fois.

Fig. 2 — Panicule pendant l'anthèse. Réduit de la moitié.

Fig. 3 — Panicule contractée avant l'anthèse. Réduit de moitié.

Fig. 6 — Épillet dépourvu de glumes vu de la face ventrale. × 3.

Fig. 7 — Épillet dépourvu de glumes vu de la face dorsal. × 3.

Fig. 8 — Épillet dépourvu de glume vu latéralement. × 2. (de la lignée n.° 3147 de J. de Vasconcelos).

Fig. 9 — Épillet avec glumes vu latéralement × 2 (du epécimen de Welwitsch n.° 7509).

Les figures 1 à 9 ont été dessinées par décalque sur des photographies et la figure 10 sur micrographie de l'auteur.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

PLANCHE II

Avena strigosa Schreb. s. str. subsp. **Mandoniana** (Coss. et Bal. in herb.) Tab. Mor.

Fig. 2 — Panicule du spécimen type. × 1.

Fig. 3 — Épillet avec glumes. × 2.

Fig. 4 — Épillet dépourvu de glumes vue de la face dorsale. × 2.

Fig. 8 — Partie supérieure du caryopse envolucré, vue latéralement, micrographiée avec un grossissement égal à 24 et réduite de moitié dans la figure. × 2.

Avena strigosa Schreb. s. str. subsp. **Mandoniana** (Coss. et Bal. in herb.) Tab. Mor. subvar. ***açoreana*** Tab. Mor.

Fig. 1 — Spécimen type en herbier. Réduit de moitié.

Fig. 5 — Épillet supérieur de la panicule, 2-flore. × 2.

Fig. 6 — Épillet 1-flore. × 2.

Fig. 7 — Partie supérieure des caryopses envolucrés vue latéralement, micrographiée avec un grossissement égal à 24 et réduite de moitié dans la figure. × 12.

Les figures 1 à 6 ont été dessinées par decalque sur des photographies ét les figures 7 et 8 sur des micrographies de l'auteur.

1
2
3
4
5
6
7
8

LES HYBRIDES NATURELS D'*AVENA SATIVA* L. [1]

par

A. TABORDA DE MORAIS

Reçu le 31 Décembre 1937

PENDANT longtemps on a repoussé l'idée de l'hybridation naturelle chez les Avoines, qui étaient considérées comme autogamiques.

C'est pour cela que les avis isolés de ceux qui, de temps à autre, attribuaient à l'hybridation l'apparition de formes intermédiaires et plus ou moins rares, n'ont pas recontré l'assentiment du plus grand nombre qui n'ont vu là qu'une phase de l'évolution des espèces, ou des exemples de mutation instable et reversible apparaissant même dans des lignées pures. L'occurrence de telles hybridations est aujourd'hui démontrée, mais les conséquences floristiques qui en découlent n'ont pas encore été mises en évidence avec suffisamment de vigueur. Ce petit travail prétend démontrer une fois encore la fréquence de l'hybridation naturelle chez *Avena sativa* L. et étudie du point de vue taxonomique les phénotypes qui y prennent spontanément naissance.

LES PHÉNOMÈNES

I

OBSERVATIONS

Parmi les graines d'*Avena sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz. toutes semblables, que nous avons cueillies lors des moissons de juin 1931 et que nous avons semées

(1) Travail subventionné par la Fondation *Sá Pinto*; décision du *Senado* de l'Université de Coimbra.

cette année-là dans le Jardin Botanique de l'Université, il y en eut une qui donna naissance, l'année suivant, en 1932, à une plante dont les épillets se distinguaient de toutes les autres du même semis par le présence de poils longs, peu denses, sur la glumelle inférieure de la première fleur, les autres caractères demeurant à peu près semblables.

Cet exemplaire ayant été isolé, nous en avons prélevé 8 graines que nous avons semées; elles ont bien germé et ont donné naissance à si nouvelles plantes qui présentaient, en 1933, pour les caractères de l'épillet, seuls étudiés, une disjonction très nette, avec des formes de *A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell., de *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. et des formes semblables à celles de la plante de 1932, d'où provenaient les graines, dans la proportion de une plante de la première, une de la seconde, une autre de la forme originelle et le reste de *A. sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz.

La planche I montte en F_1 et F_2 les phénotypes obtenus, à propos desquels nous allons donner quelques détails.

En F_1 (1932): *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. C'est une forme caractéristique d'*Avena sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Thell. à laquelle il fout ajouter la pubescence de la glumelle inférieure de la première fleur, comme nous l'avons décrit dans notre travail de 1936, p. 67, Pl. IV.

En F_2 (1933) on obtint les formes suivantes:

1.°— *A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell. C'est la variété que nous avons décrite — 1936, p. 55, Pl. I, fig. 1 et 2; Pl. VI, fig. 29.

2.°— *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. Variété également décrite — 1936, p. 56, Pl. I, fig. 3 et 4; Pl. VI, fig. 30.

3.°— *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. C'est la même que F_1 en 1932.

4.°— *A. sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz. que nous avons décrite — 1936, p, 62, Pl. III.

Cette simple enumeration met en évidence, me semble-t-il, le fait que parmi les grains d'*Avena sativa* L., cueilles en 1931, l'un contenait un embryon hétérozygoti-

que qui a donné naissance à la plante de 1932 dont les glumelles inférieures de la première fleur étaient légèrement pubescentes, et d'où sont issues les quatre autres phénotypes différents.

Pour compléter leur étude, comparons ces résultats avec ceux qui ont été obtenus dans l'hybridation expérimentale.

Car, pendant que nous poursuivions ces observations au Portugal, on publiait en Amérique, en 1932, le résultat d'hybridations expérimentales exécutées depuis plusieurs années et parmi lesquelles on trouve celle d'*A. sativa* L. avec *A. sterilis* L. s. str., précisément au point de vue des caractères qui nous intéressent ici.

L'EXPÉRIMENTATION

Florell, dans son travail de 1932, nous donne des indications très intéressantes sur le comportement des caractères qui nous occupent au point de vue des lois de Mendel. Nous allons les résumer ici, en faire la critique et nons en servir pour compléter la connaissance de notre hybride.

Les parents que cet auteur a utilisés et décrits sont les suivants: une *Avena sterilis macrocarpa* Moench. C. I. 2657, ainsi nommée par lui, et qui est la *A. sterilis* L. s. str. var. *maxima* (Perez-Lara) Thell. de notre travail — 1936, p. 55, Pl. VI fig. 24 et trois variétés cultivées d'*A. sativa* L. telle que nous l'avons délimitée — 1936, p. 62, variétés mutiques ou parfois aristées.

Il présente comme suit les caractères des parents et des hybrides en F_1 — p. 374:

TABLEAU I

	Processus de séparation des fleurs	Caractères des arêtes des 1.e et 2.e fleurs	Pubescence des glumelles des 1.e et 2.e fleurs	Puhescence de la rachéole entre la 1.e et la 2.e fleurs	Couleur des glumelles	Pubescence des noeuds des chaumes
A. sterilis macrocarpa	Sans articulation	Fortement géniculées et tordues	Très pubescentes	Pubescente	Blanche jaunâtre	Pubescentes
A. sativa* var. *Richland	Par articulation	Absentes; quelquefois 1-2 arêtes grêles dans chaque panicule	Glabres	Glabre	Jaune	Glabres
A. sterilis macrocarpa* × *sativa Richland	Sans articulation (intermédiaire)	Fortement géniculées et tordues	Pubescente seulement l'inférieure de la 1.e fleur	Glabre	Blanche jaunâtre	Pubescentes

La partie de ce tableau qui se réfère à l'hybride appelle quelques observations.

La séparation des fleurs que l'auteur donne comme: «nonarticulate (intermediate)» est vraiment due, comme on peut le vérifier sur les figures E de la Pl. 5 et de la Pl. 2, à une rupture de la base de la rachéole entre la première et la seconde fleurs, semblable à celle qu'on trouve chez *A. sterilis* L. s. str., sans que je comprenne très bien le mot «intermediate». Cette discussion est nécessaire parceque, ainsi que nous le verrons tout à l'heure, le processus se montre différent dans notre cas.

L'indication qu'il donne pour les arêtes: «strongly geniculate and twisted», que nous avons traduite par «fortément geniculées et tordues», employant les mêmes mots pour *A. sterilis* L. s. str. et pour l'hybride, alors que dans la description d'une des variétés d'*A. sativa* L. il a écrit «Absent or sometimes very weak on first», ne montre pas nettement, comme on peut le voir dans les figures B de la Pl. 2 et ceux de la figure 1, p. 373, et d'après

ce que j'ai pu observer moi même, que l'hybride offre exactement comme *A. sativa* L. la fleur inferieure seule avec arête, quelquefois avec une arête géniculée et tordue, les autres fois étant plus ou moins détordues et fendues.

La pubescence de la glumelle inférieure de la première fleur apparaît ou bien rélativement abondante comme on le voit dans mon travail—1936, Pl. IV, ou bien avec de rares poils auprès de l'attache de l'arête.

PROPORTIONS MENDÉLIENNES DE SÉGRÉGATION EN F 2

En F 2 Florell étude aussi, de ce qui nous intéresse actuellement, le processus de séparation des fleurs et la pubescence des glumelles.

Dans le premier cas,—celui de la désarticulation des fleurs—, il a vu que les proportions mendéliennes étaient approximativement de:

3 *A. sativa* L. et intermédiaires (*A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor.)

1 *A. sterilis* L. s. str.

en signalant que si la reconnaissance des ségrégés d'*A. sterilis* est facile, il n'en est pas de même pour la distinction entre *A. sativa* et *A. sativa* × *sterilis.*

L'hérédité de la pubescence des glumelles inférieures se fait en *A. sterilis macrocarpa* × *Richland* de la manière suivante:

1 pubescente dans les deux fleurs: 2 pubescentes dans la fleur inférieure seulement: 1 glabre dans les deux fleurs, et dans le croisement inverse, dans le même ordre:

2 : 10 : 4

CORRÉLATION DES CARACTÈRES

La séparation des fleurs entre elles et la désarticulation de l'épillet du type *sterilis* sont complètement liées à la présence d'arêtes géniculées et tordues dans les deux fleurs (p. 382);

On trouve aussi un lien semblable entre la désarticulation de l'épillet et la pubescence du cal (p. 382).

EXPRESSION FACTORIELLE ET DOMINANCE

De ces deux faits l'auteur infère, me semble-t-il, quele *type de séparation des fleurs* est conditionné par un seul facteur (p. 383);

que la séparation des fleurs par rupture comme chez *A. sterilis* L, s. str. est dominante sur la séparation par désarticulation (imparfait) comme chez *A. sativa* L. (p. 383);

que le processus de séparation des épillets comme chez *A. sativa* L. est dominant sur le processus de séparation comme chez *A. sterilis* L. s. str. (p. 383);

que la pubescence des glumelles inférieures est conditionnée par un seul facteur, qui se montre probablement parfois modifié par un inhibiteur pour la classe du plus grand nombre ce qui modifie la proportion référente à la supposition d'un seul facteur (p. 378);

que le complexe de caractères (cal creusé et oval de la base de l'épillet, anneau de poils du cal, rachéole pubescente et arête fortement géniculée dans les deux fleurs inférieures) est, chez *A. sterilis* L. s. str., très lié au facteur responsable de la rachéole du type *sterilis* (p. 384).

Ainsi se traduisent, sur ce point, les conclusions de Florell. Elles ne disent pas très nettement l'indépendance factorielle entre la pubescence des glumelles et le complexe de caractères dont nous avons parlé, mais je crois qu'elle était dans la pensée de l'auteur.

Voyons maintenant ce qu'on peut conclure de nos observations.

En admettant comme vraie,— et la démonstration que nous en avons faite nous semble concluant,—que la plante de 1932 dont les épillets sont représentés sur la planche I en F_1 était la première génération de l'hybride d'*A. sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz. avec *A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell. on reconnait:

que le complexe de caractères d'*A. sterilis* que nous avons défini plus haut a été pratiquement dominé par le complexe correspondante d'*A. sativa*;

que le caractère-unité de la pubescence des glumelles inférieures d'*A. sterilis* a été dominé partiellement d'une

manière très particulière par le caratère correspondant d'*A. sativa*, l'hybride se présentant avec la glumelle inférieure de la deuxième fleur toute glabre et la glumelle inférieure de la première fleur portant une légère pubescence, nettement moins dense que chez *A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell.

Cependant cette pubescence de l'hybride semble être assez variable jusqu'à disparaître presque complètement parfois, soit que les poils se rendent caduques (je le suppose), soit qui en effet ils n'arrivent pas à apparaître. J'ai eu l'occasion d'observer cette variabilité; on la trouve aussi dans les photos de Florell.

Cette deuxième constatation concorde avec les résultates auxquels Florell est arrivé, mais la première s'en écarte sur un point qui est assez important: dans nos observations, comme on peut le voir sur la planche I de ce travail et mieux encore dans mon travail de 1936, Pl. IV, l'hybride présente une désarticulation imparfaite des fleurs, comme chez *A. sativa* L., cependant que dans les expériences de Florell la séparation est faite par cassure de la rachéole, comme il arrive chez *A. sterilis* L. s. str.

C'est à dire que, d'après mes observations, le complexe de caractères: articulation de l'épillet, attachement des fleurs à la rachéole d'*A. sterilis* L. s. str., se maintient indestructible, apparaissant dans les formes homozygotiques avec son ou ses facteurs, ou disparaissant sous l'action de l'allélomorphe respectif dans les formes hétérozygotiques; dans les expériences de Florell ce complexe est dominant dans une partie, dans l'autre dominé.

Négligeant pour l'instant la couleur des glumelles, caractère difficile à apprécier d'une manière générale, parce qu'il est assez sujet à changement, variant avec les qualités du sol, le degré de maturation etc., ce qui semble le plus important dans l'organisation florale des Avoines dont nous nous occupons, se dispose en deux complexes de caractères qui se conduisent comme deux unités, devant nous donc traiter l'hybride au point de vue disjonction tout simplement comme un dihybride.

Dans ce cas, prenant en considération la valeur et le

sens de la dominance et de la ségrégation, il est possible d'établir le tableau des combinaisons et de prévoir les génotypes que les générations sucessives de l'hybride doivent engendrer.

Désignons par:

G la glabritie des glumelles comme chez *A. sativa* L.,

g la pubescence des mêmes glumelles comme chez *A. sterilis* L. s. str. var. α et β dans mon travail de 1936, p. 55;

par:

A le complexe de caractères: articulation de l'épillet, attachement des fleurs aux rachéoles, pubescence du cal et les caractères des arêtes, comme chez *A. sativa* L.,

a le complexe de caractères semblables chez *A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell.

Nous avons ainsi deux paires d'allèles:

Gg Aa

dont nous avons déjà assez longuement examiné l'action factorielle. Ainsi par suite de la présence de ces deux paires d'allèles en F 1 on se trouve devant les possibilités suivantes de combinaisons génotypiques:

TABLEAU II
Combinaisons factorielles

	AG	Ag	Ga	ga
AG	AAGG	AAGg	AaGG	AaGg
Ag	AAGg	AAgg	AaGg	Aagg
Ga	AaGG	AaGg	aaGG	aaGg
ga	AaGg	Aagg	aaGg	aagg

a) En ce qui concerne la première paire d'alléles:

Gg se traduira phénotypiquement par la pubescence de la glumelle inférieure de la première fleur comme nous l'avons indiqué pour l'hybride *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor.,

GG se traduira par la glabritie d'*A. sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz.,

gg se traduira par la pubescence d'*A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell.,

c'est à dire *trois phénotypes de pubescence dans les glumelles inférieures.*

b) En ce qui concerne la seconde paire d'allèles:

AA et *Aa* se traduiront par le complexe de caractères de *A. sativa* L.,

aa se traduira par le complexe de caractères correspondants de *A. sterilis* L. s. str.,

c'est à dire *deux phénotypes,* ou, au total, cinq aspects phénotypiques, ainsi résumés:

α-glabritie *sativa*
β-pubescence *sterilis*
γ-pubescense intermédiaire *sativa* × *sterilis*
δ-«complexe» *sativa*
ζ-«complexe» *sterilis*

dont les trois premiers pourront se combiner deux à deux, avec les autres comme suit:

TABLEAU III

Combinaisons phénotypiques

	Glabritie *sativa*	Pubescence *sterilis*	Pubescence intermédiaire *sativa* × *sterilis*
« Complexe » *sativa*	Glabritie *sativa* + « Complexe » *sativa*	Pubescence *sterilis* + « Complexe » *sativa*	Pubescence intermédiaire *sativa* × *sterilis* + « Complexe » *sativa*
« Complexe » *sterilis*	Glabritie *sativa* + « Complexe » *sterilis*	Pubescence *sterilis* + « Complexe » *sterilis*	Pubescence intermédiaire *sativa* × *sterilis* + « Complexe » *sterilis*

Ce sont là déductions toutes théoriques évidement; mais dans les travaux des taxonomistes, on trouve les représentants réels de ces phénotypes.

Ainsi

I Glabritie *sativa* plus «complexe» *sativa* c'est l'*A. sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz.
[Cf. A. Taborda de Morais, 1936, p. 62, Pl. III]

II Pubescence *sterilis* plus «complexe» *sativa* sera *A. sativa* L. var. *pilosa* (Koeler).
[Cf. Malzev, 1930, p. 336]

III Pubescence intermédiaire *sativa* × *sterilis* plus «complexe» *sativa* c'est *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor.
[Cf. A. Taborda de Morais, 1936, p. 67, Pl. IV]

VI Glabritie *sativa* plus «complexe» *sterilis* c'est *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell.
[Cf. A. Taborda de Morais, 1936., p. 56, Pl. I fig. 3 et 4, Pl VI fig. 30]

V Pubescence *sterilis* plus «complexe» *sterilis* c'est *A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell.
[Cf. A. Taborda de Morais, 1936, p. 55, Pl. I fig. 1 et 2, Pl. VI fig. 29]

VI Pubescense intermédiaire *sativa* × *sterilis* plus «complexe» *sterilis* c'est *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. *avec, en plus, une pubescence intermédiaire dans la glumelle inférieure de la première fleur.*

(Dans les descriptions d'*A. sterilis* L. var. *calvescens* Trab. et Thell. tel que nous l'avons présenté — 1936, p. 56, Fiorell mentionne l'existence de glumeles glabres ou *avec de rares poils surtout auprès de l'insertion de l'arête.*

Cette indication me semble assez significative pour que nous la signalions; elle nous donne l'equivalence de notre phénotype VI.

Il conviendrait encore, pour faire une démonstration complète, de s'assurer de l'existence, dans les phénotypes cités plus haut, des constitutions génotypiques que la théorie prévoit.

Cela n'est pas fait, mais le peu d'indications que nous donne Florell sur l'analyse génotypique de F_2 sanctionne d'une manière générale, la thèse exposée. C'est ainsi qu'étant donné le caractère récéssif des attachements floraux du «complexe» *sterilis*, aucun des phénotypes dans lesquels cette organisation se montre ne doit être hétérozygotique pour les facteurs respectifs. En effet du travail de Florell on conclut, Pl. 4, p. 379, que sur 154 plantes étudiées provenant d'autres avec le référé «complexe» *sterilis* et correspondant à F_2 toutes se sont montré homozygotiques au point de vue de l'organisation considérée.

Crépin (1920-1921, p. 11) parle aussi de la stabilité de cette forme. Et s'il est vrai que les généticiens parlent de phénotypes semblables hétérozygotiques, ceux-là possèdent 41 chromosomes et nous en parlerons plus loin.

Comportement d'*A. SATIVA* × *STERILIS* Tab. Mor. dans les générations postérieures à F_2

Cependant ce qui est apparu de plus intéréssant dans cette étude de la descendance du croisement d'*A. sativa* L. avec *A. sterilis* L. s. str. a été le comportement du phéno-

type de première génération dans les générations suivantes. En effet, nous avons indiqué la manière dont il s'est comporté dans la deuxième génération, se ségrégeant régulièrement. Ayant pris encore l'année suivante — 1934 — quelques graines correspondant à *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor., obtenues de la semence de l'année antérieure, par conséquent dans la troisième génération, aucune de ces graines, au nombre de 13, n'a montré de ségrégation. La quatrième génération de cette même lignée a été ensemencée en 1936-37, au nombre de 60 graines (30 des premiers caryopses, 30 des seconds dans chaque épillet), qui ont produit un nombre égal de plantes dont aucune n'a montré de segrégation, toutes étant semblables! De même ayant cueilli au cours des moissons de 1932 quelques panicules dont les épillets étaient du même phénotype, les grains (deux ou trois centaines) en ont été semés avec les premières en 1933-34 et aucun des plants issus d'elles n'a davantage montré de segrégation.

Ayant également semé 200 graines du phénotype *A. fatua* × *sativa* Asch. et Graeb. var. *α transiens* (Hausskn.) (voir A. Taborda de Morais, 1936, p. 69, Pl. V fig. 32 et 33, Pl. VII fig. 31) aucune des plantes qu'elles ont engendrées n'a non plus montré de segrégation.

Si le nombre, insuffisant, de 13 grains de la lignée avec *pedigree* de mes cultures commencées en 1930 et arrivées en F_3 en 1933 avec les 60 en F_4 de 1936, au total 73 plantes, ne me permet pas une affirmation absolue, il suffit, sans doute, pour parler au moins d'une *stabilisation relative* des hétérozygotes avec le phénotype de la première génération et après une mendélisation régulière. Cette conclusion est même renforcée si l'on compare le comportement de ces 73 plantes stabilisées avec celui des 7 grains de 1932 qui ont donné des plantes montrant une ségrégation régulière. De plus cette même stabilisation a été vérifiée avec des phénotypes auxquels on a attribué une origine hybride; c'est le cas d'*A. fatua* L. var. *transiens* (Hausskn.) qui a été utilisé, quelquefois, comme argument contre l'origine hybride supposée.

II

Des plantes de 1933 provenant des 13 graines d'*A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. semées cette année-là, l'une a montré chez les épillets, à maturité, des glumelles noires, avec la couleur caractéristique d'*A. fatua* L. str. var. *pilosissima* S. F. Gray (voir mon travail, 1936, p. 57, Pl. V fig. 19-21, Pl. VI fig. 27), en opposition avec ce qui s'est produit chez les autres, dont nous avons étudié le comportement plus haut et qui avaient des glumelles jaunes.

Ayant pris 20 de ces épillets-là, les uns portant deux les autres trois caryopses, et les ayant semé, chacune dans un pot, en 1936-37, elles ont donné environ 40 plantes dont j'ai pu vérifier pendant leur développement, l'hétérogénéité des chaumes surtout par le port et ensuite, avec la floraison et la maturation, la présence de trois phénotypes caractérisés par leurs épillets:

α) *A. fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray;

β) *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. avec des glumelles jaunes;

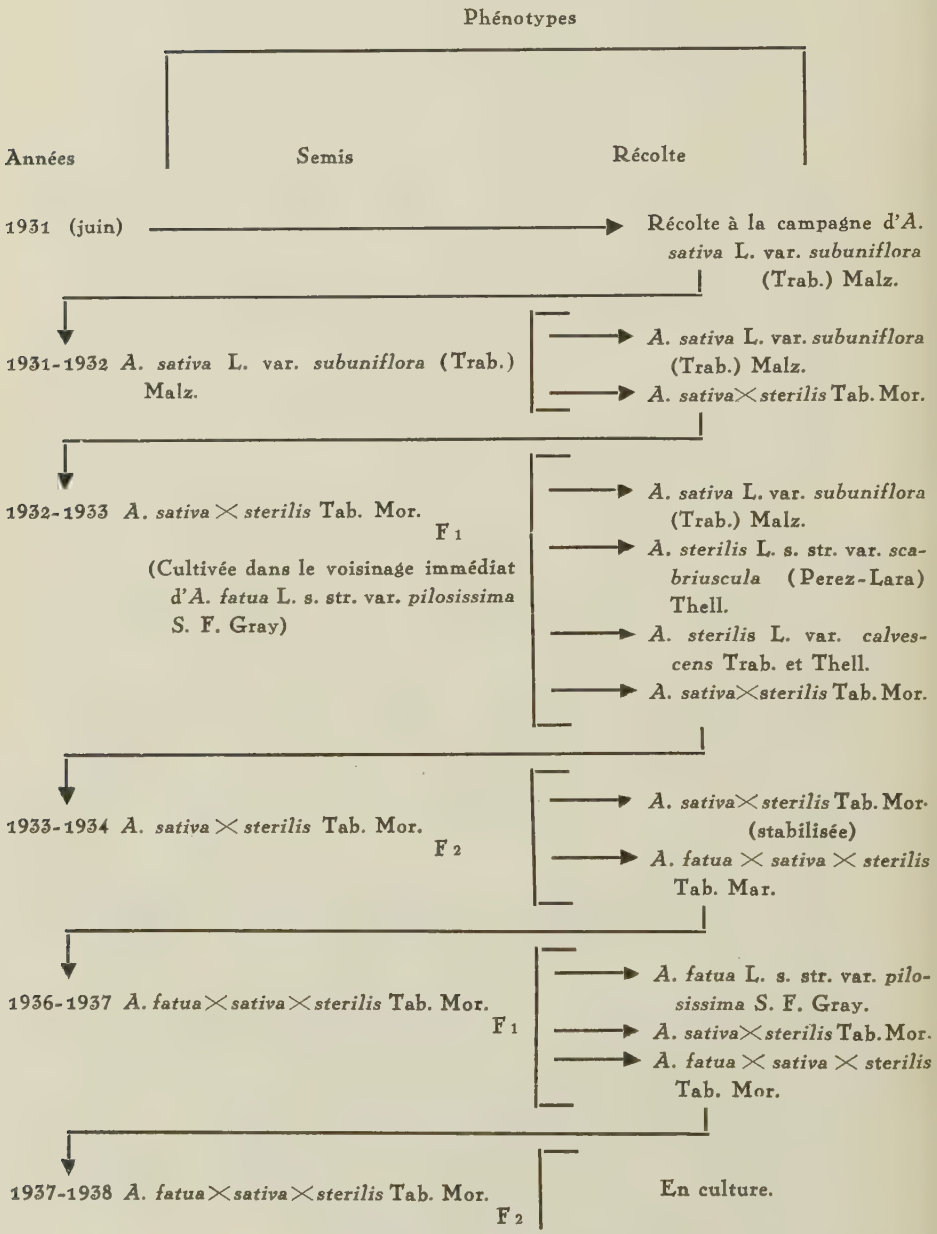
γ) l'autre, supposé *A. sativa* × *sterilis*, avec des glumelles noires semblables à celles des épillets que nous avons semés et que, d'après l'exposé, on peut déjà admettre comme étant l'hybride *A. fatua* × *sativa* × *sterilis* (1) qui s'est comporté dans la ségrégétion en F_2 comme s'il était un dihybride d'*A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. stabilisé et d'*A. fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray, puisqu'il y avait dans la descendance ni *A. sterilis* L. s. str., ni *A. sativa* L.

N'ayant pas séparé dans le semis les caryopses de chaque épillet, je n'ai pu dénombrer exactement les plantes, parce qu'il y avait dans chaque pot soit une, soit deux ou trois plantes confondues; il était possible de distinguer les phénotypes, mais non les différentes plantes lorsque elles étaient du même phénotype. Nous pouvons seulement préciser que le nombre de plantes du phénotype *A. fatua* × × *sativa* × *sterilis* était le plus grand.

(1) Cette plante est, phénotypiquement, si semblable à *A. fatua* × *sativa* Asch. et Graeb. qu'il n'est pas possible de les distinguer.

TABLEAU IV

Lignée d'*A. fatua* × *sativa* × *sterilis* Tab. Mor.



Pour qu'il en fût ainsi, c'est à dire que nous eussions rencontré le trihybride, il eût fallu que les grains cueil is en 1934, et qui ont donné naissance aux plantes de 1936-37, eussent été produites par une plante obtenue par allogamie entre *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. et *A. fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray. Or, en réalité, les plantes d'*A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. de 1933 ont été cultivées dans le voisinage de plantes de *A. fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray. Ainsi, croyons-nous, aucun doute ne peut subsister quant à l'existence du trihybride dont nous présentons, dans le Tableau IV, sa lignée.

Une vérification s'impose maintenant: il faut suivre le comportement future du trihybride, c'est à dire voir s'il continue à se ségréger ou s'il se stabilise comme il est arrivé au dihybride *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. C'est ce que nous espérons de vérifier, au cours des années prochaines.

ÉSSAI D'HYPOTHÈSE EXPLICATIVE

La ségrégation de l'hybride *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. en F_2 est régulière; s'il s'était stabilisé imédiatement après la deuxième génération il ne serait ainsi qu'un exemple de plus parmi plusieurs de ce type cités dans la littérature génétique; la stabilisation avec fécondité régulière après une ou plusieurs générations de stérilité plus ou moins grande est également un cas connu; mais l'occurrence d'une génération avec fécondité normale et ségrégation mendélienne suivie d'autres avec la même fécondité et stabilisation phénotypique c'est là me semble-t-il un cas singulier.

Nous allons tenter une explication partielle. Bien que je n'aie pas fait l'examen caryologique du F_1 de l'hybride *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor., on peut penser, puisqu'il a été obtenu du croisement de deux espèces hexaploïdes, qu'il devrait être lui-même sans doute un hexaploïde, et sa mendélisation ne demande pas d'explication particulière. Mais cet hybride est devenu une forme constante et c'est pour expliquer cette constance que nous proposons l'hypothèse suivante.

L'examen cytologique en F_4 a montré que l'hybride possédait 42 chromosomes; de ces chromosomes 21 seront d'*A. sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz. et les autres 21 d'*A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell. et, si c'est un dihybride ou s'il se conduit comme tel, sûrement on aura deux paires de chromosomes qui s'appareilleront et séront hétérozygotes.

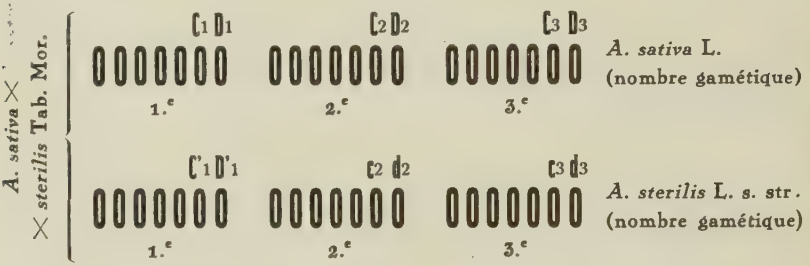


Fig. 1

Admettons ainsi (fig. 1) que dans chaque collection gamétique de l'hybride, les chromosomes signalés soient les porteurs des gènes pour les caractères en cause (1) et aussi que dans les trois collections de 7 chromosomes — le nombre basique du genre — les deuxièmes et les troisièmes soient aussi semblables entre eux (il est question d'une polyploïdie), et encore que la première collection soit identique dans les deux gamètes, c'est à dire dans les deux espèces parents. Si pendant la méiose de l'hybride survient une autosyndèse partielle des chromosomes signalées: $C_2\,C_3$, $D_2\,D_3$, $c_2\,c_3$, $d_2\,d_3$, tout au plus sans changement, on obtiendra un assemblage équilibrée (fig. 2) qui à la méiose donnera naissance à des gamètes tous semblables entre eux, capables de reproduire dans le zygote la combinaison somatique qui les a engendrés. Pour admettre cette hypothèse il faut démontrer en premier lieu qu'on a affaire à un autopolyploïde pouvant, par conséquence, faire l'autosyndèse et en suite que les différences des génomes ont leur siège dans les deux derniers chromosomes.

(1) Les sixièmes chromosomes signalés avec C ou c sont les porteurs des gènes on facteurs pour les «complexes» definis (p. 260); les septièmes signalés avec D ou d ont le facteur pour la pubescence ou glabritie des glumelles inferieures.

À vrai dire tout ce que l'on sait des espèces polyploïdes de la section *Euavena*, comparées aux espèces diploïdes de la même section, soit dans l'ordre cytologo-génétique, soit dans l'ordre morphologo-physiologique, le démontre.

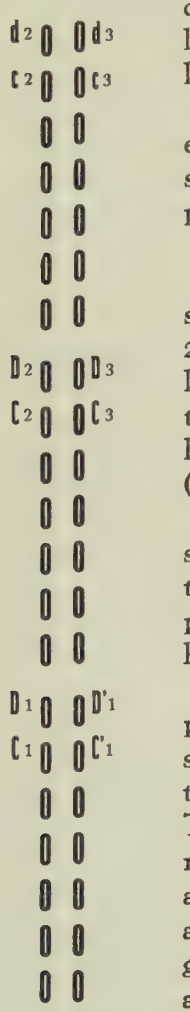


Fig. 2 — Assemblage chromosomique de *A. sativa* × *sterilis* stabilisée.

Rigoureusement, on peut dire que ces espèces hexaploïdes sont autopolyploïdes se comportant à la méiose comme des allopolyploïdes.

Voyons les faits:

Les méioses d'*A. sativa* L., d'*A. fatua* L. s. str. et d'*A. sterilis* L. s. str. (toutes avec 2 n = 42 chromosomes) se font presque régulièrement en bivalents, mais on trouve des trivalents et des tétravalents même dans les lignées d'*A. sativa* L. supposées pures (Philp, 1933).

Si on trouve cette tendance à l'autosynd se dans les espèces pures, on doit, en toute logique, s'attendre à la voir généralisée par une agrégation diférentielle chez les hybrides.

«Chromosomes whish ordinarily do not pair with other among parent species are sometimes known to do so when brought together with another set of chromosomes... Thus when a certain species with two chromosomes groups $A^1 A^1 A^2 A^2$, where A^1 and A^2 never conjugate, is crossed with another species having the chromosome group BBCC wich are not related to A^1 and A^2, in the hybrid A^1 and A^2 sometimes conjugate.» (Ramanujain, 1937, p. 210).

Akerman (cité par Muntzing, 1936, p. 364) a trouvé chez *A. sativa* L. des facteurs trimères, ce qui laisse supposer la triplication des mêmes chromosomes.

Nishyama, 1933, p. 147, a reconnu que chez *A. barbata* Pot. (2n = 28) il y a deux génomes différents, dont l'un

est le même que celui d'*A. strigosa* Schreb. s. str. (l'autre serait-il celui d'*A. hirtula* Lagasca de 2n = 14 chromosomes, nous demandons nous); et c'est ainsi qu'il a pu extraire du croisement *A. barbata* × *fatua* un diploïde ressemblant en effet aux Avoines diploïdes et qui, en outre, dans le croisement avec *Avena strigosa* Schreb. et d'autres diploïdes a donné des méioses régulières de bivalents, mais cette différence est de telle nature que le même auteur étudiant — 1936, l'homologie des deux génomes A et B existant dans *A. barbata* Pot. a découvert que:

1.e Il y a un chromosome en B et l'autre en A qui ne s'appareillent jamais (nous les appelons ici C et c);

2.e Il y a un autre chromosome en B et le correspondant en A qui, généralement, ne s'appareillent pas (nous les appelons ici D et d);

3.e Tous les autres se sont montré capables de former des bi- et des tétravalents et quelquefois des tri- et des pentavalents.

Dans un autre travail — 1935, le même auteur étudiant encore le croisement de l'hétérozygotique Fatuoïde (*Avena sativa* L., dépourvu de poils au cal, à la rachéole et aux glumelles, probablement, croyons-nous, var. *glaberrima* Thell., de 2n = 41 chromosomes) avec *A. fatua* L. s. str. et *A. sterilis* L. s. str. a conclu que le chromosome C contrôle les caractères du «complexe» comme nous l'avons défini plus haut (p. 260), l'appareillement des chromosomes à la méiose (et la présence de quelques poils aux glumelles inférieures) et que cette propriété doit être semblable chez *A. fatua* L. s. str., *A. sterilis* L. s. str., *A. sativa* L. et *A. byzantina* Koch. D'un autre côté, dans l'ordre morphologo-physiologique, Malzev, 1930, fig. 19, a montré que les cellules de l'épiderme des Avoines hexaploïdes (*A. fatua* L., *A. sterilis* L., *A. byzantina* Koch) étaient plus grandes que celles des espèces diploïdes (*A. clauda* Dur., *A. pilosa* M. B. et *A. strigosa* Schreb. s. str.); le même auteur encore et moi-même avons vérifié la plus grande durée de la période végétative des espèces hexaploïdes par rapport à celle des espèces diploïdes (*A. sativa* L., *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor., *A. fatua* × × *sativa* × *sterilis* Tab. Mor., *A. sterilis* L. s str. var. *sca-*

briuscula (Perez-Lara) Thell., *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. toutes de $2n = 42$ et les espèces diploïdes *A. agraria* Brot. sec. Tab. Mor., *A. strigosa* Schreb. s. str.). Müntzing, 1936, a montré que ces derniers caractères sont aussi ceux des autopolyploïdes.

Tout cela fournit des arguments en faveur de mon hypothèse expliquant soit la ségrégation en F_1, soit la stabilisation consécutive. Nous arrivons aussi à obtenir un homozygote en partant d'un hétérozygote tout simplement par un nouvel arrangement des mêmes chromosomes. Mais nous ne savons expliquer pourquoi cette plante se comporte dans la première génération comme un hétérozygote et dans les suivantes retourne à la qualité d'homozygote avec le même phénotype. Le phénomène est là; son importance culturelle et théorique est évidente.

Cette hypothèse ne pourra probablement pas être vérifiée cytologiquement puisque les chromosomes sont morphologiquement très semblables les uns aux autres. Pourra-t--elle l'être génétiquement?

En partant de ce que nous avons dit, l'hybride *A. sativa* × *(sativa* × *sterilis)* aurait nécessairement en F_1 l'assemblage somatique de chromosomes suivant (fig. 3):

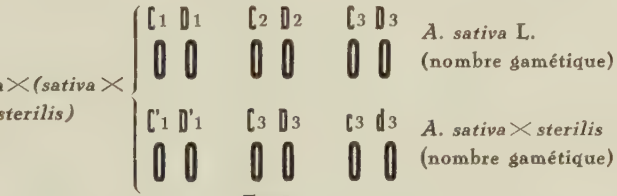


Fig.3

pour parler seulement des chromosomes efficients; ou, encore autre possibilité (fig. 4), si c'est *A. sativa* qui possède la constitution représentée dans la fig. 1 pour *A. sterilis:*

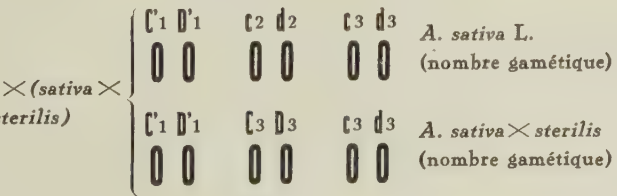


Fig. 4

Et dans les deux cas le croisement *A. sativa* × *(sativa* × × *sterilis)* ne devrait pas cependant se maintenir constant.

Mais on peut encore admettre (fig. 5):

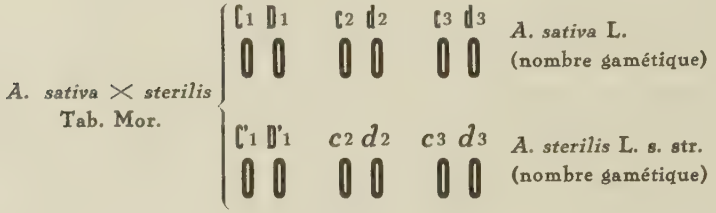


Fig. 5

ce qui pourrait de même rendre le dihybride stable (fig. 6):

Fig. 6 — *A. sativa* × *sterilis*
(nombre somatique)

et instable le croisement (fig. 7):

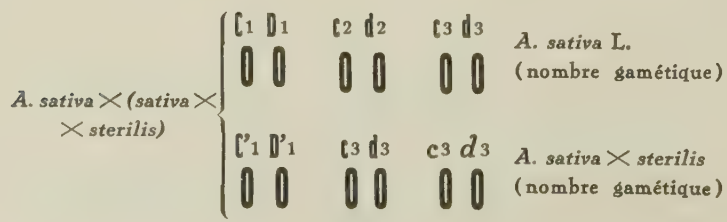


Fig. 7

Disons tout de suite que cette discussion est purement spéculative puisque je n'ai ici pas fait des expériences, mais bien que le croisement *A. sativa* × *(sativa* × *sterilis)* soit probablement phénotypiquement semblable au dihybride *A. sativa* × *sterilis* l'apparition d'*A. sativa* à la descendance serait l'indication de cette disjonction-là.

C'est à dire que sous le même phénotype — *A. fatua* L. s. ampl. subsp. *sativa* (L.) Thell. var. *subpilosa* Thell. (voir mon travail 1936, p. 67), pourra y avoir deux génotypes traduits par les formules *A. sativa* × *sterilis* et *A. sativa* × *(sativa* × *sterilis)* le premier pourrant se présenter constant et stabilisé, le second devant être toujours instable.

Cependant, envisageant mantenaint les trois espèces *A. fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray, *A. sterilis* L. s. str. var. *setosissima* Malz. et *A. sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz., nous leur attribuerions les constitutions génétiques suivantes (fig. 8):

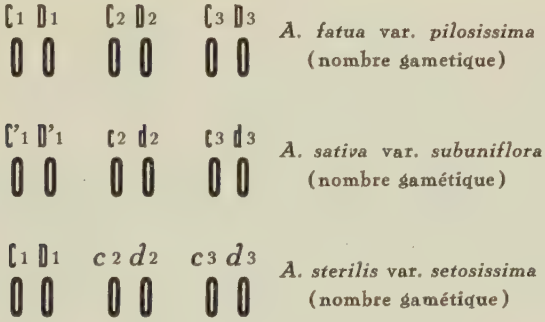


Fig. 8

Ces constitutions s'accordent dans l'hypothèse présentée avec la stabilisation des hybrides dans les trois combinaisons possibles: *A. fatua* var. *pilosissima* × *sativa* var. *subuniflora*, *A. fatua* var. *pilosissima* × *sterilis* var. *setosissima*, *A. sativa* var. *subuniflora* × *sterilis* var. *setosissima*, ainsi qu'on peut le vérifier par les procédés que nous avons exposés plus haut.

En effet cette stabilisation, j'ai pu la reconnaître sans doute dans le troisième croisement *A. sativa* var. *subuniflora* × *sterilis* var. *setosissima;* je l'ai déduite pour le deuxième et pour le premier en admettant que *A. Ludoviciana* Dur. = *A. fatua* var. *pilosissima* × *sterilis* var. *setosissima* et *A. sativa* L. s. str. var. *transiens* (Haussk.) = *A. fatua* var. *pilosissima* × *sativa* var. *subuniflora* (Taborda de Morais, 1936, p. 65 et 68).

Si le trihybride A. *fatua* × *(sativa* × *sterilis)* Tab. Mor. survient sa constitution sera (fig. 9):

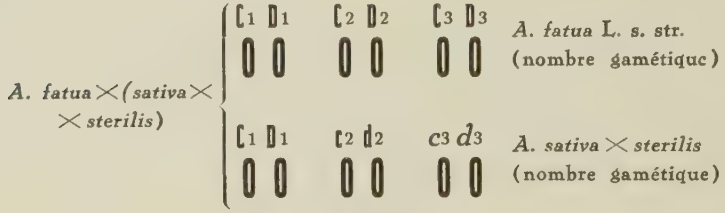


Fig. 9

Et de même ici, comme plus haut, ce trihybride ne devrait pas se maintenir constant. Les expériences futures nous diront comme il se comporte.

Comme pour le cas de *A. fatua* L. subsp. *sativa* (L.) Thell. var. *subpilosa* Thell. il y aura aussi dans *A. fatua* L. var. *transiens* Haussk. (voir mon travail 1936, p. 68) deux génotypes: *A. fatua* × *sativa* Asch. et Graeb. (stabilisé, je l'ai vu) et *A. fatua* × *(sativa* × *sterilis)* Tab. Mor.

DISCUSSION

Les phénomènes de la génétique des Avoines que nous venons d'étudier ont une importance pratique: ils montrent la facilité de l'hybridation dans ces espèces et l'obtention, dans le cours des générations, d'hybrides stabilisés, se comportant comme de vraies variétés. L'agriculture devra les tenir en considération.

Mais en outre ils présentent un intérêt théorique à un double point de vue dans le champ de la phylogenèse en général, et dans celui de l'apparition de formes que les généticiens ont appelées Fatuoïdes, abondamment étudiées, et les Steriloïdes dont on trouve de très courtes mentions chez quelques auteurs. Nous allons en premier lieu établir un rapprochement entre les formes pour ensuite en tirer des conclusions que nous pensons être intéressantes aux deux points de vue énoncés.

En premier lieu: on admet généralement l'évolution de

A. fatua L. s. str. vers *A. sativa* L.,
A. sterilis L. s. str. vers *A. byzantina* Koch,
A. barbata Pot. vers *A. strigosa* Schreb s. str.

en suivant trois chemins parallèles.

Prenons à Trabut, 1910, les suites suivantes de formes:

A. sterilis tipo → *A. Ludoviciana* →
A. sterilis micrantha → *A. segetalis* Bian.

A. sterilis var. α, β et γ → *A. algeriensis* Trab.

A. fatua tipo → *A. fatua glabrescens* Cosson →
A. fatua subuniflora Trab. → *A. sativa.*

Trabut dit, 1910, p. 159:

«On peut interpréter ces faits de deux manières: ou bien considérer les intermédiaires comme des hybrides fixés ou bien voir dans cette série d'intermédiaires, des mutations dont les plus utilisables ont été conservées et multipliées par l'homme. Cette deuxième hypothèse explique l'origine de nos races cultivées, l'autre laisse toute incertitude à ce sujet. Bien que très hybrideur et chercheur d'hybrides, je ne crois pas que cette double série de formes allant d'une part de l'*Av. sterilis* à l'Avoine algérienne, de l'autre de l'*Av. fatua* à l'Avoine cultivée ordinaire, ne soit

composée que de formes hybrides, la culture de ces formes intermédiaires m'a permis de constater la fixité de leurs caractères, elles ne sont pas rares et se présentent dans les mêmes conditions que toutes les espèces élémentaires, il suffit de les chercher pour les trouver».

La citation est un peu longue mais elle est utile non seulement parce qu'elle est d'un spécialiste très distingué dans ces études mais encore pour éclairer suffisament le changement que le problème doit subir.

Des deux hypothèses possibles, Trabut, invoquant des raisons d'herméneutique, a choisi celle de l'évolution où chaque espèce culturelle a, par origine, une espèce sauvage, et a abandonné celle de l'hybridation surtout, semble-t-il, à cause de la fixité, apparaissant dans la culture, des caractères morphologiques des dites «espèces élémentaires» suivant la nomenclature de l'auteur.

Cependant, après les vastes études déjà accomplies dans la génétiques des Avoines, le problème ne peut pas être aujourd'hui considéré avec cette simplicité, ni supposé résolu de cette manière lá.

Voyons ce que nos connaissances actuelles nous permettent de deduire.

Pour cela, nous aidant des donnés de la floristique et de ceux de la génétique, nous allons compléter, du point de vue morphologique, les séries de Trabut et en établir d'autres avec le même criterium en présentant le Tableau V.

Avec nos connaissances actuelles sur la possibilité de l'évolution par mutation factorielle, je ne trouve rien qui nous montre plus probable l'évolution à travers la suite de formes de la lignée I que celles de la lignée II, pour arriver au résultat final de la production d'*A. sativa* L. ou de *A. bizantina* Koch; c'est à dire que l'on peut concevoir la formation d'*A. sativa* L. tant en partant d'*A. fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray par des mutations dans le «complexe» *fatua* et dans le facteur de pubescence des glumelles, qu'en partant d'*A. sterilis* L. s. str. var. *setosissima* Malz. par des mutations semblables, et de même pour *A. byzantina* Koch. Et si nous prenons en considération d'autres caractères, tel la longueur des épillets et

TABLEAU V

			Variétées à glumelles glabres
I	*A. fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray.	*A. sativa* L. var. *pilosa* (Koeler) Malz.	*A. sativa* L.
		A. fatua L. s. str. var. *glabrata* Peterm.	*A. sativa* L.
			A. byzantina Koch
II	*A. sterilis* L. s. str. var. *setosissima* Malz.	*A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell.	*A. byzantina* Koch
			A. sativa L.
		A. byzantina Koch var. *solida* (Hausskn.) Malz.	*A. byzantina* Koch
III	*A. barbata* Pot. subsp. *barbata* (Pot.) Thell. var. *typica* Malz.	*A. strigosa* Schreb. s. str. subsp. *abyssinica* (Hochst) Thell. var. *solidiflora* (Thell.) Malz.	*A. strigosa* Schreb. s. str. subsp. *abyssinica* (Hochst) Thell.
		A. barbata Pot. subsp. *barbata* (Pot.) Thell. var. *subtypica* Malz.	*A. strigosa* Schreb. s. str. subsp. *abyssinica* (Hochst.) Thell.
IV	*A. barbata* Pot. subsp. *hirtula* (Lag.) Malz. var. *Malzevii* Tab. Mor. (1)	*A. strigosa* Schreb. s. str. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. *solida* (Hausskn.) Malz.	*A. strigosa* Schreb. s. str. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell.
		A. barbata Pot. subsp. *hirtula* (Lag.) Malz. var. *calva* Tab. Mor. (1)	*A. strigosa* Schreb. s. str. subsp. strigosa (Schreb.) Thell.

(1) Variétés inédites qui sont dans la subsp. *hirtula* ce que les variétés *typica* Malz. et *subtypica* Malz. sont dans la subsp. *barbata* (Pot.).

même celui de la couleur, nous pensons qu'il y a plus de probabilités en faveur de l'évolution en partant d'*A. sterilis* L. s. str. var. *setosissima* Malz. qu'en partant d'*A. fatua*, tant dans la dérivation d'*A. sativa* L. que dans celle d'*A. byzantina* Koch, parce que seule *A. sterilis* L. s. str. présente des épillets aussi grands que ceux qu'on trouve soit chez *A. sativa* L., soit chez *A. byzantina* Koch. Ou bien si l'on considére la variabilité de la longueur et de la couleur chez *A. sativa* L. celle-ci pourrait avoir trouvé son origine aussi dans les produits de l'hybridation d'*A. fatua* L. s. str. avec *A. sterilis* L. s. str. *(A. Ludoviciana* Dur.*)*.

Schématiquement:

A. sterilis L. s. str. var. *setosissima* Malz.	I	(par mutation homozygotique de glabritie)	*A. sterilis* var. *calvescens* Trab. et Thell. →
	→	(par mutations pour le « complexe » *sativa* ou pour le «complexe» *byzantina*	*A. sativa* L. ou *A. byzantina* Koch
	II	(par mutation hétérozygotique de glabritie ou hybridation)	*A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. ——→
	→	(par ségrégation)	*A. sterilis* L. var. *calvescens* Trab et Thell. →
	→	(par des mutations pour le «comp exe» *sativa* ou pour le «complexe» *byzantina*)	*A. sativa* L. ou *A. byzantina* Koch

Et de même on peut concevoir les éspèces poligéniques. Il est exact qu'en regard de ces phénotypes auxquels nous pouvons faire correspondre des constitutions génotypiques diversifiées par mutation ou par croisement sexuel, on trouve des phénotypes semblable qui correspondent à des anomalies dans le comportement des chromosomes pendant la méiose.

Particulièrement, en ce qui concerne les phénotypes qui ont constitué la matière principale de cette étude —

ceux de l'hybridation d'*A. sativa* L. avec *A. sterilis* L. s. str.— nous avons verifié qu'ils peuvent correspondre aussi (en dehors de la condition hexaploïde de 6n=42 commune aux quatre espèces et à leurs variétés, *A. sativa* L., *A. sterilis* L. s. str., *A. fatua* L. s. str., *A. byzantina* Koch) aux cariotypes suivants (Nishiama, 1933):

A. sativa L., 41 chromosomes (40 + C sat)

A. sterilis L. s. str., 41 chromosomes (40 + C st)

A. sterilis L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell. ou

A. sterilis L. s. str. var. *calvescens* Trab.. et Thell., 40 chromosomes.

Cependant, si la connaissance de ces faits nous éclaire le chemin possible de l'évolution, son importance évolutive sera nulle ou très faible parce que dans les deux premiers cas on a affaire à des formes déséquilibrées et dans le troisième cas parce que, bien que numériquement équilibré, avec la perte du chromosome C ont disparu le ou les gènes qui y résident et qui président à l'appareillement méiotique qui, de ce fait, devient très irrégulier ou presque nul, les plaques équatoriales ne montrant généralement que des univalents; les trois processus conduisent à des formes instables.

Et au fond, tous ces cas ne seront-ils pas une conséquence du défaut d'appareillement du chromosome C dans les méioses des hybrides?

Envisageons le problème sous un autre aspect. Dans les espèces *A. sativa* L., *A. byzantina* Koch, *A. sterilis* L. s. str., *A. fatua* L. s. str. s'est constituée une série polyallélique (ou trois séries polyalléliques) du «complexe» factoriel qui conditionne l'organisation de l'épillet et qui, au point de vue de la dominance, se dispose de la manière suivant:

$$C\ sat > C\ byz > C\ ste > C\ fat$$

C'est à dire que si, dans ces espèces, les mutations successives se sont produites des dominants pour les récessifs, comme chez *Drosophila melanogaster* dans la série allélique de la couleur des yeux, nous devrions dire que la dérivation de ces espèces se serait fait dans le sens suivant:

A. sativa → *A. byzantina* → *A. sterilis* → *A. fatua.*

D'autre part, les travaux de Nishyama, 1933, ont montré que des facteurs conditionnant l'organization de l'épillet n'existent pas seulement dans le chomosome C mais aussi que dans le caryotype tetraploïde de l'*A. arbata* Pot. et probablement dans autres polyploïdes, dis-je, un caryotype diploïde existe qui a, me semble-t-il, le génotype des Avoines de ce groupe.

Mais encore dans ce dernier groupe des Avoines diploïdes touve-t-on des différences semblables dans l'organisation de l'épillet:

Hexaploïdes: A. sativa L.—A. byzantina Koch—A. sterilis L. s. str.—A. fatua L. s. str.
↓ ↓ ↓
Diploïdes: A. strigosa Schreb. s. str.— —A. ventricosa Bal.—A. longiglumis Dur.

Et aussi chez les tetraploïdes:

Hexaploïdes: A. sativa L.—A. byzantina Koch—A. sterilis L. s. str.—A. fatua L. s. str.
↓ ↓
Tetraploïdes: A. abyssinica Hochst— — A. barbata Pot.

Alors on peut émettre les hypothèses suivantes, toutes d'égale valeur:

Ou bien les mutations factorielles du chromosome C sont apparues dans l'état diploïde, et des polyploïdes additionnels, indépendants les uns des autres, survenus par hybridation ou par quelqu'autre des processus connus, ont engendré des espèces hexaploïdes de telle forme qu'elles ont seulement entre elles la parenté lointaine de la condition diploïde, ou bien deux séries orthogénétiques ont coexisté et réalisé dans les divers groupes des variations semblables.

Voyons maintenant le sujet de l'origine des Fatuoïdes et des Steriloïdes.

Sur ces derniers (*A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell.) on a peu écrit peut être parce que les auteurs qui se sont le plus adonnés à l'étude de ces problèmes sont les Américains et ceux de l'Europe septentrionale, pays où l'on ne trouve pas *Avena sterilis* L. s. str., espèce circumméditerranéenne.

Mais le problème des Fatuoïdes (*A. fatua* L. s. str.

var. *glabrata* Peterm.) qui est avec certitude parfaitement parallèle au premier, a été très largement discuté de telle manière que les explications concernant l'un sont applicables à l'autre, et que les phénotypes et les génotypes qui se trouvent dans le deuxième comme intermédiaires entre *A. fatua* L. s. str. et *A. sativa* L. ont leur équivalents, dans le premier, entre *A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell. et la même *A. sativa* L.

Ainsi il ne sera peut-être pas inutile d'examiner le problème des Steriloïdes et d'appliquer les co clusions à l'autre, au moins d'une manière générale.

Outre l'origine hybride reconnue par l'expérience et par l'observation pour les phénotypes décrits p. 254 on peut lui en attribuer d'autres qui sans doute devront survenir dans la nature.

L'hybridation entre *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. et *A. sativa* L. devra donner un produit génotypiquement hétérozygotique, phénotypiquement semblable à *A. sativa* L., de la quelle n'est pas possible pratiquement de distinguer par un examen morphologique, puisque le «complexe» *sativa* est dominant sur le «complexe» *sterilis*.

Ainsi de la prétendue *A. sativa* L., hétérozygotique, on peut obtenir, dans une des générations plus on moins éloignées de celle où s'est produite d'hybridation, une ségrégation vers la vraie *A. sativa* L., homozygotique, et *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. homozygotique aussi; c'est à dire que du phénotype d'*A. sativa* L. on voie apparaitre brusquement sans passage par le type intermédiaire, une *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell., c'est à dire une Steriloïde

Dans ces conditions l'existence de l'hybridation explique non seulement l'apparition des formes intermédiaires, ainsi que la possibilité de son occorrence, par hasard, dans les prétendues lignées pures d'*Avena sativa* L. ou, semblablement, d'*A. byzantina* Koch.

Le phénomène inexplicable par l'hybridation serait celui de l'apparition d'*A. sativa* L. dans une lignée d'*A. ste-*

rilis L. s. str. garantie de la fécondation croisée par la protection des panicules pendant l'anthèse.

Je ne sache pas qu'il se soit montré.

Alors la conduite factorielle, soit du «complexe» *sativa*, soit du «complexe» *fatua*, soit du facteur conditionnant la pubescence ou la glabritie, est parfaitement semblable dans les deux hybrides *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. et *A. fatua* × *sativa* Asch. et Graeb.

Par conséquent tout ce que nous avons dit des relations entre *A. sativa* L. et *A. sterilis* L. s. str. s'applique à *A. sativa* L. et à *A. fatua* L. s. str.

CONCLUSIONS ET RÉSUMÉ

Nous pouvons conclure:

Les hybrides *Avena sativa* × *sterilis* et *Avena fatua* × × *(sativa* × *sterilis)* apparaissent naturelement et spontanément.

Les uns et les autres sont phénotypiquememt presque semblables à *A. sativa* L., mais s'en distinguent, surtout et presque toujours, par la légère pubescence de la glumelle inférieure de la première fleur des épillets, et le deuxième par la couleur noire des glumelles.

Les hybrides ont subi la ségrégation mendelienne, mais après la génération F_1, le premier, dans les expériences de l'auteur, s'est stabilisé conservant son phénotype dans les générations suivantes, comme si on avait affaire à des homozygotes.

Quelle est l'étendue de cette stabilisation? Est-elle totale ou presque totale? Quelques ségrégations, quoique dans une pourcentage différente de celle qui est attendue, continuent-elles à apparaître dans les générations sucessives? Nous n'en sommes pas certains.

Dans les Avoines, on ne peut considérer avec quelque probabilité comme lignées pures que celles qui ont été suffisament défendues de toute fécondation croisée par la protection des fleurs à l'anthèse, pendant plusieurs générations successives.

Hors ces conditions-là, l'hybridation peut survenir et aprés elle la ségrégation ferait apparaître des phénotypes intermédiaires entre ceux des parents, où se ressemblant à un d'eux.

Les Fatuoïdes et les Steriloïdes des généticiens, à part quelques cas sporadiques d'origine chromosomique, doivent certainement leur origine à ce procédé-là.

L'hybride *A. sativa* × *sterilis* var. *calvescens*, phénotypiquement semblable à *A. sativa* L., peut, par ségrégation, simuler des mutations d'*A. sativa* L. en produisant à nouveau *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. (une Steriloïde); de même l'hybridation d'*A. fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. (Fatuoïde) par *A. sativa* L. doit produire un phénomène semblable d'apparition d'*A. fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. directement d'*A. sativa* L.

En généralisant, on peut, même au delà de ce que l'expérimentation a démontré, appliquer ces raisonnements à l'hybridation d'*A. sterilis* L. s. str. ou d'*A. fatua* L. s. str. avec *A. byzantina* Koch en vérifiant que les lignées phylogénétiques entre les deux espéces *A. fatua*, *A. sterilis* et les deux autres A. *sativa*, *A. byzantina* peuvent être, avec d'égales probabilités, très différentes, à travers l'hybridation, la mutation et les variations chromosomiques.

BIBLIOGRAPHIE

Aase, Hannah C., 1935 — Cytology of cereals. *The Botanical Review*, **1** (12), 467.

Coffman, F. A. and Taylor J. W., 1936 — Widspread occurrence and origin of Fatuoids in Fulghum oats. *Journal Agricultural Research*, **52** (2), 123.

Crépin, Ch., 1920-1921 — Sur un hybride naturel entre *Avena fatua* et *Avena sativa* à glumelles jaunes. *Ann. École Nat. agr. Grignon*, t. VII.

—— 1935 — Note sur l'*Avena*. *Comptes Rendus Hebdomadaires des séances de l'Académie d'Agriculture de France*, **36**, 974-978.

—— 1928 — Les Fausses Folles Avoines; Matutations ou Hybrides? *Supplementband I der Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre.*

Darlington, C. D., 1937 — Recent advances in Cytology.

Florell, Victor H., 1932 — Inheritance of type of floret separation and other characters in interspecific crosses in oats. Reprinted from *Jour. Agricult. Research*, **43** (4), 365-386.

FRASER, A. C., 1919 — The inheritance of the weak awn in certain *Avena* crosses and its relation to other characters of the oat grain. *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta., Mem.* **23.**

GARBER, R. J. and QUISENBERRY, K. S., 1927—Natural Crossing in Oats at Morgantown, West Virginia. *Jour. American Society of Agronomy,* **19** (2), 191.

HARRINGTON, J. B., 1932 Natural Crossing in Wheat, Oats and Barley at Saskatoon, Saskatchewan. *Science Agriculture,* **XII** (8), 470.

HAYES, HERBERT KENDALL and GARBER, RALPH JOHN, 1927— Breeding crop plants. **2d** edit.

HOOVER, M. M. and SNYDER, M. H., 1932 — Natural crossing in Oats at Morgantown, West Virginia. *Journ. American Society of Agronomy,* **24** (10), 784.

HUSKINS, C. LEONARD, 1927 — On the Genetics and Cytology of Fatuoid or false Wild Oats. *Journ. of Genetics,* **XVIII,** 315.

MALZEV, 1930 — Wild and Cultivated Oats Sectio *Euavena* Griseb. Suppl. 38th of the *Bull. of applied Botany of Genetics and plant breeding,* Leningrado.

MATSUURA, HAJIME, 1931 — Genic analysis in *Avena.* A Monograph. *Jour. of the Faculty of Science Hokkaido Imperial University,* ser. **V,** I (2), 27.

MÜNTZING, A., 1936 — The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas,* **XXI** (2,3), 263.

NISHYAMA, ICHIZO, 1933 — The genetics and cytology of certain cereals V. On the occurrence of an unexpected diploid in the progeny of pentaploid *Avena* hybrids. *Cytologia,* **5** (1), 146.

—— 1935—The genetics and cytology of certains cereals VII. Genetical significance of the C. chromosome in hexaploid *Avena* species. *Jap. Journ. Bot.,* **7,** 453.

—— 1936—Cytogenetical studies in Avena. I. Chromosome association in hybrids between *Avena barbata* Pott. and autotetraploids of *A. sativa* Schreb. *Cytologia,* **7,** (1-2), 276.

PHILP, JAMES, 1933—The genetics and cytology of some interspecific hybrids of *Avena. Journ. of Genetics,* **XVII,** 133.

RAMANUJAN, S., 1937—Cytogenetical Studies in the Oryzeae II. Cytological behaviour of an Autotriploid in rice *(Oryza sativa). Jour. Genetics,* **35** (2), 210.

STANTON, T. R. and COFFMAN, F. A., 1924 — Natural Crossing in Oats at Akron, Colorado. *Jour. American Society of Agronomy,* **16** (10), 646.

—— T. R., COFFMAN, F. A. and WIEBE, G. A., 1926 — Fatuoid or false wild formes in Fulghum and other oat varieties. *Jour. of Hereditas,* **XVII** (5), 153; (6), 213.

TABORDA DE MORAIS, ARTUR, 1936 — Estudos nas Aveias I. As Aveias portuguesas da secção *Euavena* Griseb. *Bol. Soc. Brot.,* **XI**-II ser., 49.

THELLUNG, A., 1928 — Die Übergangsformen vom Wildhafertypus (Avenae agrestes) zum Saathafertypus (Avenae sativae). *Rec. trav. bot. néerlandais,* **XXV** A, 416.

TRABUT, 1910 — Contribution à l'étude de l'origine des Avoines cultivées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord,* N.° **10.**

PLANCHE

Correction — Il y a quelques erreurs d'orthographe qu'il ne vaut la peine d'en parler.

Cependant dans la page 254 on doit lire:

linhe 9 *six* par *si*

linhe 23 *Malz.* par *Thell.*

PLANCHE I

Phénotypes survenus dans l'hybridation d'*Avena sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz. avec *Avena sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell.

En haut:

les parents (putatif celui de la droite).

Au milieu (F_1):

Avena sativa×*sterilis* Tab. Mor. survenue em 1931--932, en partant d'*Avena sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz.

En bas (F_2), de la gauche à la droite:

Avena sterilis L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez--Lara) Thell.,

Avena sterilis L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell.,

Avena sativa×*sterilis* Tab. Mor.,

Avena sativa L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz.,

tous les phénotypes survenus par ségrégation en 1932-933 (voir Tableau IV, p. 266).

(Fotographie de l'auteur)

34

BRÈVE DISCUSSION SUR LA GÉNÉTIQUE DES AVOINES

par

A. TABORDA DE MORAIS

Reçu le 31 Décembre 1937

M. L. Alabouvette et M.me R. Friedberg, 1936, p. 1-21, ont publié un étude sur l'origine des Avoines, ordinairement appelées Fatuoïdes par les généticiens. Dans cette étude, ils ont prétendu démontrer cette origine par mutation factorielle gamétique, considérant comme inacceptables les hypothèses possibles d'hybridation et de mutation chromosomique. Nous entendons faire des réserves essentielles à cet égard.

Mais résumons, d'abord, les faits présentés par les auteurs:

Chez diverses variétés culturales d'*Avena sativa* L. ils ont obtenu, subitement, dans les pépinières d'avoines de la Station d'Amélioration des Plantes des Versailles, des plantes se présentant, quant aux caractères des épillets, comme des Fatuoïdes homozygotiques (*Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm.; voir Taborda Morais, 1936, p. 57 Est. V fig. 25, Est. VI fig. 28). Parmi ces *Avenae fatuae* L. var. *glabrata* Peterm., certaines sont apparues dans des lignées de cultures pédigrées depuis 1912; ces lignées proviennent d'un croisement *(Ligowo* × *Brie)* 141 × *Trifolium* effectué cette année-là et depuis lors, jusqu'en 1929, «une sélection continuelle dans la descendance avait permis de conserver la lignée la plus intéressante», (p. 13) et bien qu'elle parût déjà «homogène et stable» (p. 8) les auteurs ont prélevé, dans une lignée de 1929, 70 panicules qui examinées, «n'ont révélé aucune différence. Certaines panicules portant plus de 60 grains, il a pu être ensemencé, au printemps 1930, 128 lignes dont chacune ne renfermait que des grains issus d'une même panicule», (p. 8).

Dans une de ces lignées, et chez une seule plante, est apparue *Avena fatua* L. s. str. *glabrata* Peterm. qui, depuis, s'est montrée complètement stabilisée de méme que les autres plantes de la même lignée.

Les auteurs supposent démontrée la stabilité de la lignée où *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. est apparue, la variété XXI2, par (p. 15):

1° La «similitude entre la plante fatuoïde et la variété XXI2 pour tous les caracteres, sauf la pilosité, l'articulation et les arêtes du grain, non seulement l'année de l'apparition, mais au cours des générations suivantes»;

2° La «constance du type fatuoïde sans aucune disjonction»;

3° La «constance du type *sativa* avec tous les caractères de la variété chez les autres plantes de la même lignée».

Cependant ils admettent aussi (p. 14) qu' «un croisement naturel a pu avoir lieu dans les champs de Noisy-le-Roy» (ceux de la Station) où *Avena fatua* L. (var. *pilosissima* S. F. Gray ajoutons nous après examen de leur fig. 1) n'est pas rare. La reprise continuelle des lignés dans le but d'obtenir une bonne variété culturale devait éliminer de tels hybrides naturels. Si le croisement avait eu lieu seulement en 1929, année précédant l'apparition, le grain F1 aurait donné en 1930, non pas une fatuoïde homozytique ressemblant en tout point à la variété XXI2, mais une plante ayant une forme intermédiaire pour tous les caractères distinguant une *A. fatua* de la variété XXI2.

Supposant tout de même qu'un croisement naturel ait eu lieu dans les années précédant l'apparition de la forme fatuoïde, il nous faut réfuter un autre argument de *Tschermak* qui croit à l'apparition possible de grains *fatua* à partir de grains *sativa*, par disjonction bifactorielle du croisement *A. fatua* × *A. sativa*».

Tout considéré les auteurs croient que c'est (p. 16) «un changement brusque survenu en 1929 dans un seule fleur de la panicule qui, semée en 1930, a donné un type aberrant. Cette variation brusque aurait intéressé les 2 gamètes

mâle et femelle, sinon il y aurait eu production d'une fatuoïde hétérozygote qui se serait disjointe par la suite». Les fatuoïdes obtenues ont montré 42 chromosomes.

Voyons quelles sont les dernières conséquences de l'hypothèse de la mutation.

Les caractères différentiels, dans l'épillet, chez *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. par rapport à *Avena sativa* L., sont les suivants:

a_f) arêtes à toutes les fleurs
b_f) toutes les fleurs articulées
c_f) une pubescence particulière sur les rachéoles et à la base des épillets.

Cette avoine est une variété sauvage que l'on rencontre ça et là avec *Avena fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray, parfaitement stabilisée.

Cet ensemble de caractères a_f), b_f), c_f) est récéssif par rapport aux caractères correspondants d'*Avena sativa* L.:

a_s) une seule arête dans la fleur inférieure
b_s) articulation rudimentaire das les deux premières fleurs,
c_s) pubescence seulement à la base de l'épillet, ou totalement glabre.

L'hypothèse de la mutation suppose le fait suivant:

Comme les études de Faser, 1919 (citation de Hayes et Garber, 1927, p. 189), l'ont montré par «*crossing-over*», les caractères

a) condition des arêtes
b) articulation de l'épillet
c) pubescense du callus,

sont tous sous la dépendance de trois facteurs distincts, bien que situés sur le même chromosome, ce qui fait que les hybrides se conduisent à cet égard comme des monohybrides.

Si nous admettons la mutation à l'origine des Fatuoïdes homozygotiques, nous devons admettre nécessairement

que ce ne sont pas deux mutations parallèles qui se produisent, mais bien six mutations parallèles deux à deux!

Du point de vue théorique une semblable simultanéité, est très improbable, non seulement par le nombre, mais encore par la généralisation du phénomène, puisque les Fatuoïdes se trouvent partout, sous tous les climats, ainsi que les Steriloïdes où le problème est sans doute identique.

Il faudrait que, régulièrement, dans le temps et dans l'espace, trois facteurs dans chacun des gamètes qui vont se conjuguer, subissent des mutations parallèles. D'après ce que nous savons da la génétique, cette hypothèse nous semble antiscientifique.

Nous devons maintenant discuter l'hypothèse de l'hybridation.

Il nous faut montrer, pour que cette explication soit vraisemblable,

1° que la fécondation croisée est généralisée dans les Avoines;

2° qu'une Avoine que, phénotypiquement on doit classer comme étant une *Avena sativa* peut, simplement par le jeu de la dissociation factorielle, donner imédiatement des Fatuoïdes (ou des Steriloïdes);

3° que les lignées les plus soignées peuvent être encore hétérozygotiques.

Que l'hybridation naturelle soit un phénomène général dans les Avoines à été démontré par les résultats de plusieurs investigations: Rimpau (1883) et Jamieson (1897-99) [citation de Stanton and Coffman, 1924], Heribert-Nilsson (1920), Stanton and Coffman (1924), Griffee and Hayes (1925) [citation de Harrington, 1932], Garber and Quisenberry (1927), Garber and Hoover (1929), Coffman and Wiebe (1930) [citation de Harrington 1932], Harrington (1932), Hoover and Snyder (1932), Coffman and Taylor (1936), et les auteurs dont nous discutons les conclusions écrivent (p. 6): «Les croisements naturels entre ces types sauvages et les avoines cultivées sont si fréquents que dans certaines régions, on croit à la dégénerescence de l'avoine cultivée et à son retour progressif au type sauvage».

La seconde proposition, on la démontrera de la manière suivante:

Il a été reconnu expérimentalement (Florell, 1932) et par l'observation (Taborda de Morais, 1937) que, au cours de l'hybridation d'*Avena sativa* L. et d'*Avena fatua* L. s. str., chez cette dernière, les facteurs:

a_f) conditionnant la production des arêtes,
b_f) conditionnant l'articulation des fleurs,
c_f) conditionnant la pubescence du callus et de la rachéole,

sont tous récéssifs des alléles d'*Avena sativa* L. et demeurant dans le même chromosome, se conduisent comme un seul facteur.

C'est ainsi que par l'hybridation d'*Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. avec *Avena sativa* L. on doit obtenir un produit qui n'est pas, phénotypiquement, possible de distinguer d'*Avena sativa* L. Et cependant cette *Avena sativa* L. se conduira comme un hybride ségrégeant des *Avenae sativae*, les unes homozygotiques, les autres hétérozygotiques, et des *Avenae fatuae* L. s. str. var. *glabrata* Peterm., qui sont notre Fatuoïde homozygotique!

Les auteurs en discussion l'ont fait avec d'autres et, on peut s'en rendre compte dans leur même planche III, les résultats sont ceux prévus: les hétérozygotiques (les deux figures du centre au bas de la planche et celle du milieu) sont de vraies *Avena sativae* (cf. fig. 2 de leur travail)!

L'erreur des auteurs dans leur raisonnement de la p. 14, que nous avons cité en haut,p. 288, a été de ne considérer que l'hybridation d'*Avena sativa* L. avec *Avena fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray et non avec *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm ou var. *vilis* (Wallr.).

Dans le premier cas, on obtient vraiment une forme avec pubescence intermédiaire, caractérisée par l'existence de cette pubescence seulement à la glumelle inférieure de la première fleur (voir mon travail, 1936, p. 68), mais présentant les autres caractères a), b), c) pratiquement comme chez *Avena sativa* puisqu'ils sont dominants, bien que des auteurs,

Florell (1931) par exemple, aient déjà montré la variabilité de la pubescence de l'hybride.

Moi-même aussi, dans mes cultures, j'ai trouvé dans une même panicule de l'hybride *A. sativa* × *sterilis* em F_2 des épillets avec des poils au callus, à la glumelle inférieure du premier caryopse et une arête bien développée

Fig. 1. — *Avena sativa* × *sterilis* Tab. Mor. en F_2.
Caryopses d'une même panicule. × 3.

(Dessins sur photografie de l'auteur)

(fig. 1a); ou quelques poils au callus et à la glumelle inférieure du premier caryopse mais sans arête (fig. 1b); ou sans poils au callus mais avec de très rares poils à la glumelle inférieure du premier caryopse et avec une arête bien developpée (fig. 1c); ou bien encore sans poils ni au callus ni à la glumelle inférieure du premier caryopse et une arête très irrégulière (fig. 1d). Je dois dire cependant que dans la glumelle on pouvait voir à la loupe, à 20 diamètres, des marques de poils, sans qu'on pût dire si on avait à faire à des poils qui étaient tombés par suite de la sécheresse, ou à des poils qui ne s'étaient pas bien développés.

Ainsi si l'on admet la possibilité de l'existence de

l'hybride sans manifestations phénotypiques différentes de celles d'*Avena sativa* L., on ne peut pas toujours le reconnaître et quand nous supposons nous trouver en présence d'*Avena sativa* nous avons devant nous *Avena sativa* × *sterilis*. Mais si le croisement se produit entre *Avena sativa* L. et *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm., alors on ne peut pas distinguer l'hybride d'*Avena sativa* L. puisqu'il manque aux deux parents l'unique caractère — la pubescence — qui se montrerait intermédiaire! C'est le cas discuté plus haut et photographié sur la planche III des auteurs en discussion, probablement (en classant par la figure) avec *Avena fatua* L. s. str. var. *vilis* (Wallr.) en substitution de la variété *glabrata* Peterm., ce qui conduit à la même chose.

Et nous avons ainsi démontré le second point de notre réfutation à savoir: qu'il est possible d'obtenir imédiatement des grains *fatua*, en partant de grains *sativa*, comme le voulait Tshermak et que, par conséquent, la pureté de la lignée n'est pas demontrée par l'examen morphologique des grains ensemencées dans l'année qui a précédé celle où les Fatuoïdes se sont montrés.

On peut bien encore opposer à l'hybridation, outre l'examen morphologique, la «constance du type *sativa* avec tous les caractères de la variété chez les autres plantes de la même lignee».

En effet, les auteurs ont semé, au printemps de 1930, 128 lignes, chacune avec des graines provenant d'une seule panicule.

Pour que cette année-là, une plante — la plante B de la ligne 94 — se soit présentée comme *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. (fatuoïde), c'est à dire avec les caractères récessifs, il fallait que la graine qui lui a donné naissance eût été produit en 1929 par une autre plante A, hybride d'*Avena sativa* L. et d'*Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm., dont le croisement se serait produit au cours d'une quelconque génération précédente, et que, morphologiquement, nous le répétons, il est impossible de reconnaître entre les autres *Avenae sativae*.

On aurait pu s'attendre à ce que les autres graines de

la plante semées dans la ligne 94 donnassent en outre quelques *Avenae fatuae* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. pour cadrer avec la proportion mendélienne de:

1 *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm.
3 *Avena sativa* L.

C'est là simple question de statistique, qui dépend du nombre de graines semées dans la ligne 94 et que nous ignorons.

Par contre, les graines de quelques-unes des autres plantes de la ligne 94 auraient dû dans les années suivantes, montrer à nouveau la segrégation des récessifs. Cependant les auteurs assurent (p. 8) que «la descendance de la ligne 94 n'a pas présenté de nouvelles anomalies» et ils nous certifient aussi la stabilisation des descendants de la plante B. La stabilisation de cette dernière, c'est la régle dans l'hybridation; c'est dans les autres qu'on devrait voir apparaître de nouvelles disjonctions. Dans non travail de 1937, j'ai parlé de la stabilisation des hybrides des avoines avec phénotype de la première génération et donné son explication hypothétique. Il n'est pas difficile de concevoir que cette stabilisation-là n'est pas absolue et que étant données certaines conditions, par le processus que nous avons exposé, il peut se produire une réversion de l'appareillement des chromosomes et leur ségrégation accidentelle.

Mais il est encore possible en nous basant sur mon étude de 1937, p. 272, de concevoir que dans l'hybride stabilisé dont y parle, *Avena sativa* × *sterilis* Tab. Mor., la fécondation par *Avena sativa* L. soit l'origine d'un déséquilibre de la garniture chromosomique qui aurait pour conséquence la réapparition d'*Avena sterilis* L. s. str. var. *setosissima* Malz., ou, si c'est le croisement *Avena sativa* × *sterilis* var. *calvescens*, la réapparition d'*Avena sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. (une Steriloïde).

Et si dans ce deuxième cas nous substituons à *Avena sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. l'*Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm., l'hybride *Avena fatua* var. *glabrata* × *sativa* pourrait par le même mécanisme donner *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm., une Fatuoïde.

RÉSUMÉ

Nous avons discuté l'opinion de M. L. Alabouvette et M.me R. Friedberg (1936) sur l'origine mutationelle des Fatuoïdes avec 42 chromosomes, et comme conclusion de cette critique, émis l'idée que l'hybridation est une explication plus probable de leur apparition.

BIBLIOGRAPHIE

ALABOUVETE, L., et FRIEDBERG, M.me R., 1936. Étude de quelques avoines fatuoïdes. *Ann. des Epiphytées et de Phytogénétique*, **1**, 1-21.

COFFMAN, F. A. and TAYLOR, J. W., 1936. Widespread occurence and origin of Fatuoids in Fulghum Oats. *Journ. Agric. Research*, **52** (2), 123-131.

COFFMAN, F. A. and WIEBE, G. A., 1930. Unusual crossing in oats at Aberdeen, Idaho. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, **22**, 245-250.

FLORELL, VICTOR H., 1932. Inheritance of type of floret separation and other characters in interspecific crosses oats. Reprinted from *Journ. Agricult. Research*, **43** (4), 365-386.

FRASER, A. C. 1919. The inheritance of the weak awn in certain *Avena* crosses and its relations to other characters of the oat grain. *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta.*, Mem. 23.

CARBER. F. A. and HOOVER, M. M., 1929. Natural crossing between oat plants of hybrid origin. *Journ. Agric. Research*, **38**, 647-648.

GARBER, R. J. and QUISENBERRY, K. S., 1927. Natural Crossing in Oats et Morgantown, West Virginia. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, **19** (2), 191-197.

GRIFFEE, FRED and HAYES, H. K., 1925. Natural crossing Oats. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, **17**, 545-549.

HARRINGTON, J. B., 1932. Natural crossing in wheat, oats and barley at Saskatoon, Saskatchewan. *Scientific Agriculture*, **12** (8), 470-483.

HAYES and GARBER, 1927. Breeding Crop Plants, sec. edit.

HERIBERT-NILSSON, H. N.. 1920. Etl. försök med urval inom pedigreesorter av haore. Résumé à *Bot. Abstract*, **5**, 52.

HOOVER, M. M. and SNYDER, M. H., 1932. Natural Crossing in Oats at Morgantown, West Virginia. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, **24** (10), 784-786.

JAMIESON, T., 1897-99. Natural cross-fertilization of oats and change of seed. *Proc. Agr. Research Assoc.*, Scotland, 1897, **31, 50**; 1898, **7**, 31; 1899, **6**, 19.

RIMPAU, W., 1883. Züchtung auf dem Gebiete der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. *Mentzel und v. Lengerke's Landw. Kelender*, **2** (33), 92.

STANTON, T. R. and COFFMAN, F. A., 1924. Natural Crossing in Oats et Akron, Colorado. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, **16** (10), 646-659.

TABORDA DE MORAIS, A., 1936. Estudos nas Aveias I. As Aveias portuguesas da Secção *Euavena* Griseb. *Bol. Soc. Brot.* **11**, 49-86.

—— 1937. Les hybrides naturels d'*Avena sativa* L. *Bol. Soc. Brot.*, **12**, 253-286.

Gonçalo Sampaio

Fotogravura gentilmente cedida pelo Ex.mo Sr. Prof. Dr. A. Pires de Lima

NOTÍCIA SÔBRE A VIDA E A OBRA DO PROF. GONÇALO SAMPAIO

por

A. TABORDA DE MORAIS
Prof. aux. de Botânica

EM 27 de Julho dêste ano finou-se no Pôrto, com 72 anos de idade o Prof. GONÇALO SAMPAIO que foi entre os nossos botânicos de todos os tempos um dos mais dedicados ao estudo da flora portuguesa, no conhecimento da qual se tornou, sem dúvida, dos melhores. Publicou sôbre ela dezenas de trabalhos, muitos inseridos no nosso Boletim que o houve, dêste modo, entre os seus colaboradores de maior valia.

Na dupla qualidade, pois, de botânico eminente e de colaborador valioso, lhe dedicamos esta breve notícia em que vamos procurar interpretar muito levemente, é certo, alguma coisa do seu pensamento científico, avaliar e determinar a sua actividade de investigador.

A SUA VIDA

Nasceu o Prof. GONÇALO ANTÓNIO DA SILVA FERREIRA SAMPAIO na freguesia de S. Gens de Calvos, concelho de Póvoa de Lanhoso, em 29 de Março de 1865. Foram seus pais GONÇALO ANTÓNIO DA SILVA e D. LIBANIA FERREIRA SAMPAIO; a mãi morreu-lhe aos cinco anos e o pai aos vinte e um.

Pobre e sem recursos fez com dificuldade o curso dos liceus em Viana do Castelo e em Braga, não sem que tivesse de o interromper a certa altura para se matricular na Escola Normal Primária do Pôrto que em breve houve de abandonar também por se encontrar envolvido num motim académico, sendo só então que foi completar o seu curso do liceu, depois do que entrou na Universidade de Coimbra,

no ano lectivo de 1889-1890, para freqüentar Álgebra Superior e Geometria Analítica, tendo-se no ano seguinte matriculado na Academia Politécnica do Pôrto onde cursou Química Mineral, Botânica e Zoologia.

Foram êstes os seus estudos literários e científicos; simultâneamente e duma maneira precária, mais valendo o seu autodidatismo do que os mestres que teve, estudou música. Na música e na botânica se vai polarisar tôda a sua vida mental, à parte uns pequenos e acidentais desvios para o jornalismo, que praticou ainda aluno do liceu e mais tarde na direcção dum quotidiano — o «Diário Nacional».

A sua actividade de botânico começou com o trabalho de 1895 em que tratou um assunto por onde geralmente se acaba: a elaboração de chaves dicotómicas! Isso lhe valeu talvez o ser chamado para a organização de um herbário destinado à Escola Politécnica e de ser nomeado dentro de pouco, 1901, naturalista adjunto de Botânica e em 1902 encarregado de dirigir os trabalhos práticos da Cadeira de Botânica. Em 1910 por doença do respectivo professor foi-lhe atribuída a regência temporária da mesma Cadeira, e a breve trecho nomeado, por distinção, professor de Botânica na Faculdade de Ciências da nóvel Universidade do Pôrto (1912); no ano seguinte era director do Gabinete de Botânica e mais tarde, em 1931, do Instituto de Investigação Científica, criado nos têrmos do decreto n.º 19.026, hoje denominado, em homenagem à sua memória, Instituto de Botânica Dr. Gonçalo Sampaio.

Num estágio em Genebra junto do grande botânico suisso Robert Chodat trabalhou em histologia e a convite da «Junta para Ampliación de Estudios e Investigaciones Científicas» estudou em 1927 a flora liqueno ógica galega.

Foi também nos últimos anos da sua vida, durante perto de 55 meses, bolseiro da Junta de Educação Nacional no país para a elaboração duma flora portuguesa, que no entanto não poude, infelizmente, acabar.

Igual a si próprio, soube ser sempre em tôdas as circunstâncias um cientista no mais elevado grau e com o mais absoluto desinteresse.

Republicano com a Monarquia e monárquico com a República de tal modo que ao ser esta implantada teve de emigrar, não impediu êste facto que dentro dela lhe dirigissem a breve trecho convite para a regência da Cadeira de Botânica na qual foi de facto provido. No entanto acusado de actividade política durante a implantação da Monarquia no norte do País, em 1919, foi preso e ainda desta vez restituído ao exercício da sua actividade docente e científica.

A SUA OBRA

Era o Prof. GONÇALO SAMPAIO um florista na mais extreme acepção do têrmo, quere dizer, o naturalista para quem a tôdas as preocupações da ciência que professava sobrelevou sempre a da distinção das formas. Pode mesmo afirmar-se que dentro da botânica nenhum outro campo abordou nas suas investigações. Primeiro nas Vasculares e depois nos Líquenes, era aí que o seu espírito se exercitava em plena pujança e que tôdas as faculdades analíticas se lhe desdobravam, mostrando-se muitas vezes arguto e original, numa independência de critério e raciocínio pouco vulgares.

A sua educação de naturalista, feita principalmente em observações de campo, percorrendo o País que conhecia admiràvelmente e servida por uma memória poderosa, vincou-lhe os traços mais caracteristicos da sua mentalidade de botânico investigador: a originalidade, a independência, a viveza de critério, e um quási desprêso pela planta morta e sêca. São poucos os seus trabalhos em que se faz menção de espécimenes em herbário; quando falava das plantas era por citações corográficas, parece que focando-as sobretudo na memória. Aconteceu mesmo que em qualquer discussão se reservou na resposta até visitar certa «bouça» onde estudara a forma em discussão e onde iria tirar as dúvidas que surgiram.

O País era o seu herbário!

É certo que esta atitude não o foi sem graves inconvenientes quais sejam os das pequenas possibilidades de

no futuro rastrejar as suas determinações pelo confronto dos exemplares tipos.

Convidado a estudar a flora de Moçambique pelo antigo Governador Geral da Província—Dr. Alfredo de Magalhãis, recusou-se e confinou-se para tôda a vida dentro da flora da Lusitânia; nunca quiz estender mais longe, no espaço, as suas herborizações, à parte a pequena incursão na Galiza. Tal facto se lhe tirou, talvez, a perfeita noção da impossibilidade individual de se abrangerem todos os grupos taxonómicos com segurança, mesmo sem saír das Fanerogâmicas, e a necessidade cada vez mais imperiosa de colaboração, a que êle parecia avesso, deu-lhe em compensação o conhecimento como a poucos da nossa flora continental.

Em dois grupos de plantas se exerceu quási exclusivamente a sua actividade de taxonomista: o das Vasculares e o dos Líquenes; fora daqui apenas publicou um trabalho, ainda de florística, sôbre as Desmidiáceas, em 1920.

Particularmente o longo espaço de tempo decorrido entre o seu primeiro trabalho de 1895 e o derradeiro de 1937 pode dividir-se em três períodos caracterizados pelo predomínio de determinada actividade. O primeiro de aplicação exclusiva ao estudo da florística das Vasculares termina em 1915 com a publicação do seu «Manual da Flora Portugueza» que inexplicàvelmente deixou incompleta, ainda que haja na Universidade do Pôrto em dactilografia a parte não publicada e pela qual os seus alunos de botânica se orientavam; o segundo período vai desde aquela data até 1923 e foi especialmente dedicado ao estudo dos Líquenes; o terceiro prolonga-se daí até ao fim da vida e caracteriza-se, como obra de idade madura, pelo predomínio de apreciações críticas, onde revelou largo e seguro conhecimento dos clássicos da fitografia, para o estudo dos quais reünira no Instituto Botânico da Universidade do Pôrto uma valiosa colecção das primeiras obras da botânica descritiva.

De espírito vivo e contundente, provàvelmente o seu antigo espírito de jornalista político, era na discussão duro e agressivo, explodindo em cólera mais ìntimamente. Os escritos do seu último período abundam na documentação

do facto: «Estas afirmações do professor italiano são no entanto absolutamente gratuitas e, além disso, menos exactas.», «...e outras fantasias específicas com que o mesmo professor resolveu enriquecer a flora hispânica» (1931, p. 122).

Mas também se encontram idênticas manifestações num dos escritos do primeiro período, 1905 e, o que revela outro aspecto da sua personalidade: o de se apresentar desde início vincada, bem definida e poderosa de originalidade, como se mostrou depois atravez de tôda a sua carreira científica.

Devemos porém reconhecer que com igual expontaneidade e franqueza reconhecia os seus erros quando deles se convencia: «Esta interessante planta que eu referi erroneamente (1905 e, p. 19), «...e não idêntico a ela como eu havia suposto» (1931, p. 129), etc.

De pensamento claro, observando com sagacidade, deduzindo com talento, escrevendo com elegância, só lhe faltou para que as suas razões pudessem ter sido sempre sólidas, que os fundamentos primeiros da argumentação repousassem no exame imediato dos factos acumulados em herbário; a própria virtuosidade da sua memória excelente possivelmente o prejudicou por vezes, buscando nela o que devia procurar no exame repetido dos especímenes.

E realmente parece que a ideia dos especímenes tipos nunca lhe foi muito grata, chegando mesmo a afirmar que aquilo que um autor escreve vale mais do que o que o seu herbário possa mostrar, porque êste corre o risco de ter sido alterado por estranhos e só os escritos se tornarão a tradução fiel do seu pensamento.

Assim seria sem dúvida se houvéssemos de lidar com razões subjectivas e não eminentemente objectivas como são as que se referem à morfologia dos seres, e se não nos cercássemos também na consulta dos herbários das devidas cautelas informadas por são critério.

O que é certo é que foi precisamente esta conduta que há-de ter tornado de futuro muito delicada e por vezes impossível àqueles que procurarem estudar-lhe a obra, a consulta do seu herbário existente na Universidade do Pôrto.

Mas o que convém como elemento importante para a compreensão dessa obra e vamos procurar fazer é a análise dos seus conceitos dos grupos taxonómicos que abrangia nas designações nomenclaturais de *espécies, raças, variedades* e *formas.*

Definiu assim a espécie:

«... não posso, contudo, conceder demasiada importancia a uma certa ordem de caracteres que, *embora fixos por vezes,* se revelam como inteiramente *destituidos de tendencia associativa* com outros. É pelo conjuncto da organisação ou pela fixidez do aspecto geral — que é sempre o resultado da associação permanente de pequenos caracteres — aliada pelo menos a um caracter bem nitido e permanente, que morphologicamente se me define uma especie. Para baixo d'isto apenas vejo raças, variedades, fórmas estacionaes ou individuos, segundo o maior ou menor valor dos caracteres differenciaes, em fixidez e transmissão hereditaria.» (1904c, p. 150).

Esta definição é clássica; a exigência dum bloco de caracteres definidores significa a aceitação do critério da discontinüidade para a determinação dos limites específicos; a dissociação de um ou outro caracter isoladamente, por mais que avulte, apenas confere distinção a grupos intraspecíficos.

Mas já para êstes temperou a definição puramente morfológica com considerações de distribuição formulando um critério morfológico-geográfico a que hoje, com os progressos da Geobotânica, mais largamente se recorre.

Exprimiu-se êle assim:

«*Raças,* ou variedades «regionaes» *hereditariamente fixas,* diferindo nitidamente do typo por *um caracter* ou *pequeno conjuncto de caracteres permanentes,* mas de não accentuada importancia. São, por assim dizer, especies de segunda ordem que se ligam ao typo pelo aspecto e pela identidade de caracteres geraes.» (1904c, p. 151).

E ainda:

«*Variedades* ou fórmas «locaes» salientes, isto é, que *apparecem em differentes logares, dominando estações diver-*

sas, tendendo a fixar-se mas ainda *não separadas por caracteres bem permanentes e seguros».*

«*Fórmas «estacionaes»* isto é, fórmas mais ou menos distinctas do typo, *proprias das estações onde vegetam*, mas *que se ligam a elle por exemplares intermedios, que habitam locaes tambem respectivamente intermedios*». (1904c, p. 151).

A sua «Raça» é a «Subespécie» dos modernos taxonomistas dominados por considerações fitogeográficas; forma definida genèticamente, por conseqüência genèticamente estabilisada, avulta-lhe a importância a distribuïção regional.

As outras duas porém — a «Variedade» e a «Forma» opõem-se claramente às primeiras — a «Espécie» e a «Raça», pela sua concepção predominantemente ecológica. São fenótipos, somatórios de variações a traduzir as influências «locais», de ordem climática na «Variedade», microclimática ou edáficas na «Forma», plásticas bastante para acompanharem as próprias modificações locais ou estacionais.

Segundo parece, nele, as duas últimas unidades «tendendo a fixar-se» seriam o começo duma individualização específica dentro duma evolução eivada de lamarquismo.

Não é de admirar; estava-se em 1904, sendo embora certo que nos seus «Programas descritivos de Botânica geral», 3.ª ed. de 1935, se encontra ainda esta rúbrica: «Fixação das variações e transmissão dos caracteres por herança» (p. 53).

Tinha fundamental utilidade verificar-se agora se estas definições e concepções foram sempre respeitadas ao longo de tôda a sua obra, ou se, pouco profundamente arreigadas, sofreram as deformações do tempo e das circunstâncias.

Um exemplo. No seu trabalho de 1905 e, p. 65-67, ao estudar o *Quercus humilis* Lamk. escreveu: «... pude verificar após alguns dias de observação sobre exemplares vivos d'estas duas plantas *(Quercus lusitanica* e *Quercus humilis)* — ali abundantes — que na realidade ellas não passam de formas de uma unica especie assombrosamente polymorpha, ligando-se entre si por numerosos intermedios e — o que é deveras interessante — *algumas vezes sobre um mesmo individuo.* Por mais inesperadas que sejam as minhas affirmações é certo que são absolutamente verdadeiras, pois

assentam em exames numerosos e acurados, feitos sobre uma porção muito consideravel de exemplares.»

Depois destas afirmações não se devia atribuír, cremos, individualidade taxonómica ao *Quercus humilis;* no entanto no seu Manual (1909-1914) p. 123, esta designação aparece para uma variedade do *Quercus faginea* Lamk.: *Q. faginea,* Lamk. var. *húmilis* (Lamk.).

Evidentemente não constituem estas curtíssimas observações o estudo da sua obra, mas apenas uns breves comentários atinentes à sua melhor interpretação.

Tarefa de florista, o tempo há de ser o seu melhor juiz e só êle nos revelará a solidez das suas concepções taxonómicas.

Não me referi nesta notícia às suas ideias de professor. É que não tendo sido seu aluno só podia avaliá-las particularmente pelos seus «Programas descritivos...» (1911--1935) e êsses, na sua síntese, dizem por si o que eu próprio poderia dizer.

ÍNDICE ANALÍTICO E CRONOLÓGICO DAS PUBLICAÇÕES BOTÂNICAS DO PROF. GONÇALO SAMPAIO

1895 — Flora vascular portugueza. Quadro dichotomico para a determinação das familias. Pôrto.

Pequeno folheto que mais tarde, em 1913, refundiu.

1896 — Estudos de flora local. Vasculares do Porto.

Rev. Sc. Nat. e Sociaes (Pôrto), Vol. IV, p. 150--158 e 195-202.

1997 — Estudos de flora local. Vasculares do Porto (continuação).

Rev. Sc. Nat. e Sociaes (Pôrto), Vol. V, p. 62-42 e 122-138.

Faz a história das herborizações nos arredores do Pôrto, dá indicações sôbre a distribuïção ecológica das espécies, assinala as introduzidas, e termina com a lista de herborização.

1899 — Estudos sobre a flora dos arredores do Porto. I. *Primulaceae*, Vent.

Annaes Sc. Nat. (Pôrto), Vol. VI, p. 51-62.

Estudo descritivo e crítico dos géneros e espécies da família, terminado por chaves dicotómicas.

1899b—Plantas novas para a flora de Portugal.

Annaes Sc. Nat. (Pôrto), Vol. VI, p. 67-78 e 141-151.

1900 — Plantas novas para a flora de Portugal (continuação).

Annaes Sc. Nat. (Pôrto), Vol. VII, p. 7-14 e 111-121.

Lista compreendendo (com as da rúbrica anterior) 74 espécies de Vasculares, acompanhada de notas sôbre a distribuïção e os caracteres taxonómicos, com diagnoses de algumas espécies e variedades novas.

1900b—Especies do genero *Echium* do norte de Portugal.

O Lusitano, N.° 5, p. 6-9.

Estudo com chaves dicotómicas.

1901 — Um passeio botanico ao Torrão.

Bol. Soc. Brot., Vol. XVIII, p. 47-79.

Lista de 222 espécies de Vasculares do Torrão, vila alentejana.

b1901—Nota sobre as especies do genero *Mentha* dos arredores do Porto.

Bol. Soc. Brot., Vol. XVIII, p. 126-136.

Estudo com descrições e chaves dicotómicas.

1902 — Herbario Portuguez da Academia Politechnica.

Annuario Acad. Politech. do Porto, Ano 25, p. 81-171.

Lista por ordem alfabética das espécies de Criptogâmicas representadas, à data, no Herb. da Acad. Politécnica do Pôrto (77 espécies de Fungos, 151 de Algas, 213 de Líquenes, 54 de Hepáticas, 143 de Musgos e 32 de Pteridófitas).

1903 — Plantas novas para a flora de Portugal, (2.ª série).

Annaes Sc. Nat. (Pôrto), Vol. VIII, p. 5-16 e 115-122.

Lista anotada de 27 espécies, algumas novas para a ciência.

1904 — Alguns *Rubus* novos para a flora portugueza.

A Revista (Pôrto), n.° 3, p. 31-44; n.° 4, p. 54-57.

Diagnose de algumas espécies novas para a botânica e indicação de outras novas para o país.

1904b—*Rubus* portuguezes. Contribuições para o seu estudo.

Annaes Sc. Nat. (Pôrto), Vol. IX, p....

Monografia das espécies conhecidas em Portugal com descrições e indicação da distribuïção geral no mundo e em Portugal (32 espécies e 33 híbridos). Tem chaves dicotómicas para as espécies.

1904c—Estudos sobre a flora dos arredores do Porto.

Annuario Acad. Polytech. do Porto, 27° Ano, p. 147-171.

Estudo taxonómico e crítico das espécies do género *Spergularia* Camb., terminado por chaves dicotómicas das espécies. Num breve introito o autor define a sua compreensão dos grupos taxonómicos *espécie, raça, variedade* e *formas estacionais*.

1905 — Contribuições para o estudo da flora portugueza. Gen. *Romulea*.

Bol. Soc. Brot., Vol. XXI, p. 3-15.

Estuda a organografia do género, faz a descrição com notas críticas das espécies e dá chaves dicotómicas.

1905b—Notas à Centuria XVII.

Bol. Soc. Brot., Vol. XXI, p. 175-178.

Observações críticas a algumas plantas distribuídas na referida Centúria pela Sociedade Broteriana.

1905c—Contribuições para o estudo da flora portugueza. *Epilobiaceae.*
Bol. Soc. Brot., Vol. XXI, p. 182-208.
Estudo descritivo das espécies com indicação de especímenes e chaves dicotómicas.

1905d—Duas especies novas de *Digitalis.*
A Revista, N.° 2, Ano 3.°, p.
Diagnose das *D. Amandiana* Samp. e *D. miniana* Samp. com o quadro analítico das espécies portuguesas.

1905e—Notas criticas sobre a flora portugueza.
Annaes Sc. Nat. (Pôrto), Vol. X, p....
Lista de 113 espécies acompanhada de notas críticas, informações sôbre a distribuïção no país e diagnoses de algumas espécies ou variedades novas.

1906 — Nota ao N.° 1189ª (da «Flora Lusitanica Exsiccata»).
Bol. Soc. Brot., Vol. XXII, p. 225-226.
Breve crítica sôbre a identidade do *Allium gaditanum* Perez Lara com o *Allium involucratum* P. Cout.

1907 — Note sur *Ranunculus gregarius*, Brot.
Bull. Soc. Port. Sc. Nat. (Lisboa), Vol. I (2), p. 34-47.
Discute o problema da individualidade dêste endemismo ibérico.

1908-1909 — Flora vascular de Odemira.
Bol. Soc. Brot., Vol. XXIV, p. 7-132.
Lista de 891 espécies de Vasculares da flora de Odemira.

1909 — Pródromo da flora portugueza.
Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto, Vol. IV (1), p. 36-64; Vol. IV (2), p. 116-128; Vol. V (1), p. 44-64.
Lista ordenada por famílias e géneros de 409 espécies com a indicação da distribuïção no país.

1909b—A respeito da flora de Chaves.
Illustração Transmontana, p. 41-42.
Diagnose dum *Rubus* novo.

1909-1914—Manual da Flora Portugueza. 1 vol. 416 p. Pôrto.
Estudo incompleto (115 famílias) da flora vascular do país com chaves dicotómicas para os 534 géneros e 1.809 espécies tratados.
Como esta obra apareceu em fascículos, tem interesse nomenclatural o conhecimento das datas de publicação de cada um deles, datas que constam dum exemplar de uso do autor onde foram

lançadas pela sua mão, e que se encontra arquivado no Instituto Botânico da Universidade do Pôrto, onde me foi permitido consultá-lo.

São elas:

PÁGINAS		PÁGINAS	
1 — 16:	Julho, 1909;	321 — 336:	Janeiro, 1912;
17 — 32:	Agosto, 1909;	337 — 353:	Novembro (?), 1912;
33 — 48:	Dezembro, 1909;	354 — 368:	Dezembro, 1912;
49 — 176:	Janeiro a Maio, 1910;	369 — 384:	Novembro, 1913;
177 — 208:	? 1910;	385 — 400:	Novembro, 1914;
209 — 320:	Janeiro a Dezembro, 1911;	401 — 416:	Dezembro, 1914.

1910 — Plantas novas para a flora portugueza.
Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto, Vol. V (3), p. 157-165.
Lista de 15 espécies com indicação da sua distribuïção no país.

1910b—Nota a proposito dos *Quercus lusitanica*, Lamk., *Q. humilis*, Lamk. e *Q. faginea* Lamk.
Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto, Vol. V (3), p. 161-165.
Discute a nomenclatura e sinonímia de espécies de *Quercus*.

1910c—Lista das plantas vasculares das lagoas
Boletim da Direcção Geral de Agricultura n.º 7.

1911 — Pródromo da flora portugueza (continuação).
Annaes sc. Acad. Politech. do Porto, Vol. VI (1), p. 39-57.
Lista em continuação da indicada em 1909; mais 138 espécies. Êste trabalho ficou incompleto.

1911b—Programma do curso de Microscopia Vegetal. 1 folh. 13 p. Pôrto.
É a exposição das técnicas dos «Trabalhos praticos de botanica» de que o autor era então chefe na Universidade do Pôrto.

1911c—Programas descritivos de botânica geral. 1 folh. 70 p. Pôrto, 1.ª ed.; 2.ª ed., 1920; 3.ª ed., 1935.
Exposição resumida das matérias constituïtivas do curso pelo autor regido na Universidade do Pôrto.

1912 — Estudos botanicos — Especies novas e nomes novos.
Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto, Vol. VII, (1), p. 51-54.
Estudo crítico e nomenclatural de sete espécies.

1912b—Nota sobre o *Juncus echinuloides*, Brot. *A Águia* (Pôrto), Vol. II, 2.ª série, p. 182.

Restabelece êste binome na flora portuguesa.

1913 — Duas plantas criticas. *Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto*, Vol. VIII (2), p. 79-82.

Discute a existência no país dos *Plantago radicata* Hoffgg. et Link e *Plantago bracteosa* (Willk.) Samp.

1913b—Quadro analítico para a determinação das famílias da flora portuguesa. 1 folh. 31 p., 1.ª ed., Pôrto; 2.ª ed., Braga, 1922; 3.ª ed., Pôrto, 1926; 4.ª ed., Pôrto, 1 30.

Chaves dicotómicas para a determinação das famílias.

1013c—Lista das espécies representadas no Herbário Português. Pteridófitas e Spermáfitas. 1 vol. 148 p. Pôrto.

Nesta rúbrica e as três seguintes compreende-se a lista inventário das espécies de Vasculares da flora portuguesa no herbário da Universidade do Pôrto, com notas infra paginais de sinonímia e de discussão crítica. O autor afasta-se nalguns pontos que menciona das Regras de Nomenclatura do Congresso de Viena de 1905

1914 — Apêndice à lista das espécies representadas no Herbário Português. 1 folh. 13 p. Pôrto.

1914b—Segundo apêndice à lista das espécies representadas no Herbário Português. 1 folh. 11 p. Pôrto.

1914c—Terceiro apêndice à lista das espécies representadas no Herbário Português. 1 folheto 19 p. Pôrto.

1915 — Plantas novas para a flora portuguesa. *Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto*, Vol. X (2), p. 123-124.

Menção de 5 espécies, uma das quais nova para a ciência.

1916 — Três líquenes novos. *Nova Revista dos Estudantes da Universidade do Pôrto.* Ano 1.º, N.º 2, p. 37-39.

Diagnoses de três líquenes da sua autoria.

1916b—Líquenes novos para a flora portuguesa (1.ª série). *Broteria, Serie Botan.*, Vol XIV (II), p. 65-84.

Menção de 50 espécies umas novas para o país e outras para a ciência, e indicação de mais 100 introduzidas no Herbário da Universidade do Pôrto.

1916c—*Centaurea Luisieri* (sp. n.)
Broteria, Serie Botan., Vol. XIV (II), p. 104-105.
Diagnose desta espécie.

1917 — Os liquenes espanhoes do herbarium Willkomm. *Asocic. Españ. para el Progreso de las Ciencias—Congreso de Sevilla. Sección 4.ª—Ciencias Naturales*, p. 135-145.
Estudo das 87 espécies de líquenes existentes no Herbário de Willkomm de posse do Instituto Botânico da Universidade de Coimbra.

1917b—Espécies novas de Líquenes
Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto, Vol. XII (1), p. 47-50.
Diagnoses de 7 novas espécies.

1917c—Líquenes novos para a flora portuguesa (2.ª série).
Broteria, Serie Botan., Vol. XV (I), p. 12-29.
Menção de mais 50 espécies (em continuação das primeiras 50 a que se refere a rúbrica 1916b) novas para o país e indicação de mais 30 introduzidas no Herbário da Universidade do Pôrto.

1917d—Líquenes novos para a flora portuguesa (3.ª série).
Broteria, Serie Botan., Vol. XV (III), p. 128-145.
Adição à lista indicada na rúbrica anterior de mais 50 espécies, algumas novas para a ciência. Refere também 12 espécies novas para o Herbário da Universidade do Pôrto.

1918 — Contribuições para o estudo dos Líquenes portugueses.
Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto, Vol. XIII (1), p. 24-38.
Descrição de 56 espécies novas para o país, algumas para a ciência.

1918b—*Psorotichia Henriquesi* (n. sp.)
O Instituto (Coimbra), Vol. 65.º, p. 245-246.
Diagnose da espécie colhida nos calcáreos dos arredores de Coimbra.

1919 — A obra scientífica do Dr. Júlio Henriques. (Conferência realizada na sala dos Actos grandes da Universidade de Coimbra). 1 folh. 12 p. Coimbra.
Glorificação da obra científica do homenageado.

1920 — Líquenes inéditos. 1 folh. 8 p. Pôrto.
Diagnose de oito novas espécies.

1920b—«Líquenes» das regiões de Paredes de Coura.
Bol. Soc. Brot., Vol. XXVIII, p. 91-94.
Lista de 118 espécies.

1920c—Subsídios para o estudo das «Desmidiáceas» portuguesas.
Bol. Soc. Brot., Vol. XXVIII, p. 151-163.
Descrição de 55 espécies dos arredores da Póvoa de Lanhoso e Gerez, pela maior parte novas para o país e 5 novas para a ciência.

1921 — Revisão das regras de nomenclatura botánica.
Asociac. Españ. para el Progreso de las Ciencias—Congresso de Oporto. Tomo I, p. 77-89. (Discurso inaugural de la Sección 4.ª, Ciencias Naturales).
Faz uma breve história de alguns factos salientes da nomenclatura e revindica a adopção de determinados princípios, particularmente o da autoria prelineana e o da escolha da sinonímia genérica pela prioridade do uso em binomia.

1921b—Novas contribuições para o estudo dos Líquenes portugueses.
Broteria, Serie Botan., Vol. XIX (I), p. 12-35.
Descrição de 74 espécies, pela maior parte novas para o país e algumas para a ciência.

1921c—Observações sobre algumas plantas
Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto, Vol. XIV (3), p. 142-164.
Lista de 70 espécies com as diagnoses de algumas novas, observações críticas de morfologia e nomenclatura com informações sôbre a distribuïção no país.

1922 — Apontamentos sobre a flora portuguesa.
Bol. Soc. Brot. Vol. I (II série), p. 124-136.
Notas críticas com sinonímia de 36 espécies de Fanerogâmicas.

1922b—Materiais para a Liquenologia portuguesa.
Broteria, Serie Botan., Vol. XX (III), p. 147-163.
Menção ou descrição de 60 espécies.

1922c—Voto da Subsecção de Sciências Biológicas.
(Edição do Instituto Botânico da Faculdade de Sciências do Pôrto).
É o texto com as modificações às regras de nomenclatura botânica do Congresso de Viena de 1905, propostas por Gonçalo Sampaio e aprovadas pelo Congresso Luso-Espânico do Pôrto em sessão de 1 de Julho de 1921.

1923 — Flora de Ponte do Lima.
Almanaque de Ponte do Lima, 5.º ano, p. 256.

1923b—*Carlosia* Samp. (novo género de Líquenes).
(Nota apresentada ao Congresso de Salamanca em Junho de 1923).
Diagnose do género e da espécie *C. lusitanica* Samp.

1923c—Novos materiais para a Liquenologia portuguesa (Datado de Março de 1924).
Bol. Soc. Brct., Vol. II (II série), p. 161-179.
Estuda 56 espécies quási tôdas novas para o país e muitas para a ciência.

1924 — Revisão das «Ulicíneas» portuguesas.
Broteria, Serie Botan., Vol. XXI (III), p. 142-168.
Estudo dos géneros *Ulex* L. e *Stauracanthus* Link com descrição das espécies, distribuïção, menção de especímenes e chaves dicotómicas.

1927 — Líquenes de la provincia de Pontevedra (em colaboração com o Prof. Luis Crespí).
Boletin de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Tomo XXVII, p. 136-151.
Lista de 118 espécies.

1931 — Adições e correcções à flora portuguesa.
Bol. Soc. Brot., Vol. VII (II série), p. 111-168, 351-355.
Notas críticas de morfologia e taxonomia de 92 espécies de Vasculares com diagnoses de algumas formas novas.

1931b—Apontamentos sôbre alguns géneros de plantas.
Anais Fac. Ciências do Porto, Vol. XVII (1), p. 43-51.
Discussão sôbre a nomenclatura de 16 géneros de Vasculares segundo os princípios próprios do autor.

1934-35—Flora vascular de Caldelas.
Anais Fac. Ciências do Pôrto, Vol. XIX (2), p. 65-96 (3), p. 177-182.
Lista de 330 espécies de Vasculares.

1935 — Novas adições e correcções à flora portuguesa.
Bol. Soc. Brot., Vol. X (II série), p. 216-248.
Notas críticas de taxonomia e morfologia de 60 espécies de Vasculares, com diagnoses de algumas variedades e uma espécie novas.

1936 — *Iberis* de Portugal.
Bol. Soc. Brot., Vol. XI (II série), p. 17-26.
Estudo taxonómico das espécies do género com chaves dicotómicas.

1936b—Flora vascular de Trancoso.
Anais Fac. Ciências do Pôrto, Vol. XX (3), p. 129-154; (4), p. 209-223.
Lista de 405 espécies de Vasculares.

1937 — Breves notas sôbre algumas plantas.
Anais Fac. Ciências do Pôrto, Vol. XXII (1), p. 42-52. (A separata com êste estudo saíu em 1936).
Notas críticas com sinonímia de 22 espécies de Fanerogâmicas da flora portuguesa.

INÉDITOS

— Iconografia Selecta da Flora Portuguesa (incompleta).
— Manual da Flora Portuguesa (incompleto na última família das *Asteraceae*).
— Epítome da Flora Portuguesa (incompleto na última família das *Asteraceae*).

EXSICCATA

Três centúrias de Líquenes.

NOTA — Era meu desejo fazer acompanhar esta lista bibliográfica do índice nomenclatural e sinonímico de tôda a obra do Prof. Gonçalo Sampaio; porém ainda que elaborado na sua maior parte houve que desistir dessa publicação neste momento e neste lugar. Vai no entanto organisada a lista bibliográfica, de maneira conveniente à elaboração das referências dêsse índice que espero ainda publicar.

Devo os meus melhores agradecimentos que aqui deixo consignados aos Ex.^{mos} Senhores Dr. A. Pires de Lima ilustre director do Instituto de Botânica Dr. Gonçalo Sampaio,

pela gentileza do empréstimo da bela fotogravura que adorna êste trabalho e dos esclarecimentos que teve a bondade de me dar no seu Instituto; Dr. Arnaldo Roseira, Joaquim Ferreira Sampaio e António Augusto Alves de Carvalho, todos do referido Instituto pelas muitas informações que também benèvolamente me prestaram, principalmente o último.